

Morphologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienenarten (Apidae)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilian-Universität

zu München

vorgelegt von

João Oscar Nedel

aus

Porto Alegre (Brasilien)

Februar 1960

5

Berichterstatter:

1. Dr. MARTIN LINDAUER

2. Prof. Dr. HANSJOCHM AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 23. Juni 1960



Sonderdruck aus

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere,

Band 49, Heft 2, S. 139—183 (1960)

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER MANDIBELDRÜSE
EINIGER BIENEN-ARTEN (APIDAE)*

Von

J. OSCAR NEDEL

Mit 29 Textabbildungen

(Eingegangen am 6. Mai 1960)

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung und Problemstellung	140
B. Material und Methode	141
I. Meliponiden	141
II. Honigbienen, Hummeln und solitäre Bienen	141
C. Die Mandibeldrüse von <i>Trigona</i> (<i>Scaptotrigona</i>) <i>postica</i> LATR.	142
I. Allgemeine Morphologie der Kopfdrüsen	142
II. Die Mandibeldrüse	142
1. Lage und Morphologie	142
2. Histologie der Mandibeldrüse	144
3. Rhythmus der Sekretbildung	147
4. Verschußmechanismus der Mandibeldrüse	151
D. Die Intramandibel-Drüse	154
E. Die Sinnesorgane der Mandibeln	156
I. Mechano-Rezeptoren	157
1. Verteilung	157
2. Histologischer Aufbau der Tastorgane	159
II. Chemorezeptoren	159
1. Bau der Chemorezeptoren	159
2. Lage und Funktion der Chemorezeptoren	161
F. Die Mandibeldrüse der Bienen-Königin (<i>Apis mellifica</i> .L.)	163
I. Morphologie der Mandibeldrüse	163
II. Physiologie der Mandibeldrüse	164
1. Bisherige Untersuchungen	164
2. Eigene Untersuchungen an Apis-Königinnen	165
III. Diskussion	169
G. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an der Mandibeldrüse an- derer Apiden	170
I. Meliponiden	170
II. Hummeln	174
III. Solitäre Bienen	174
IV. <i>Vespa germanica</i>	176
V. Diskussion	177
Zusammenfassung	179
Literatur	180

* Die Arbeit wurde gefördert durch Mittel der Rockefeller-Foundation, die mir Prof. v. FRISCH dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt hat.

A. Einleitung und Problemstellung

Hummelmännchen fliegen zur Sommerzeit bestimmte Geländemarken an und wiederholen diese Anflüge wochenlang in gesetzmäßiger Reihenfolge (FRANK 1941). HAAS (1946) erwies, daß es sich um Duftbahnen handelt, die von den Männchen zur Anlockung der Weibchen angelegt werden. Die benutzten Geländemarken sind hierbei für jede Art charakteristisch: *Bombus terrestris* befliegt Wurzeln von Bäumen und niedere Kräuter, *Bombus silvarum* zieht Sträucher bis 2 m Höhe vor, *Bombus pratorum* Sträucher bis 3 m, *Bombus agrorum* solche bis 6 m und *Bombus lapidarius* bewegt sich in der Gipfelregion der Bäume. Auch mehrere Arten von solitären Bienen zeigen dieses Verhalten (HAAS 1949).

Der Flug wird an den Markierungsstellen von den Männchen immer wieder kurz unterbrochen und in raschem Schwirrlauf werden Zweige und Blätter, die in der Flugbahn liegen, mit den Mandibeln bearbeitet; dabei wird ein starkkriechendes Sekret der Mandibeldrüse angebracht (HAAS 1952).

LINDAUER u. KERR (1958) haben bei Untersuchungen über die Verständigungsmethoden der stachellosen Bienen (*Meliponini*) in Brasilien gefunden, daß einige Gattungen dieser Familie ihre Artgenossen zielgerichtet zu einer gefundenen Futterquelle führen. Sie alarmieren aber nicht durch Tänze auf der Wabe wie *Apis mellifica*, sondern laufen aufgeregt im Stock umher, summen dabei und rempeln ihre Artgenossen an. Dann führen sie die alarmierte Schar durch Legen einer Duftbahn vom Stock zum Futterplatz. Dabei fliegen die Sammelbienen bestimmte Geländemarken an, z.B. Grashalme, Steine, Erdbrocken, und bearbeiten sie mit den Mandibeln. Durch genauere Beobachtung und Kontrollversuche an Ort und Stelle konnten LINDAUER u. KERR feststellen, daß es sich auch hier um Duftmarken des Sekretes der Mandibeldrüse handelt, ähnlich wie bei den Balzflügen der Hummelmännchen.

Ziel dieser Arbeit war, zuerst die Morphologie, Anatomie, Histologie und den Sekretionsrhythmus der Mandibeldrüse bei *Bombus* und einigen *Meliponini* zu klären, d.h. also bei solchen Arten, wo mit Sicherheit die Funktion der Mandibeldrüse bekannt war. Diese Untersuchungen wurden dann auch auf *Apis* ausgedehnt, wo über die Funktion der Mandibeldrüse der Königin (♀) noch Unklarheit herrscht. Bei diesen Untersuchungen habe ich in den Mandibeln von *Meliponiden*, Hummeln und solitären Bienen bisher unbekannte Drüsen ausfindig gemacht, sowie Sinnesorgane an der Mandibeloberfläche, die auch beschrieben werden.

HESELHAUS (1922) hat die Mandibeldrüse an *Bombus*-Arten und an einigen solitären Bienen untersucht; *Meliponini* standen ihm nicht zur Verfügung. KRATKY (1931) hat ausführliche Studien an der Mandibeldrüse von *Apis*-Arbeiterinnen (♀) gemacht, aber nicht von der Königin. Deswegen habe ich der anatomisch-histologischen Untersuchung der Mandibeldrüse von *Apis*-Königinnen besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Diese Drüse der Bienenkönigin ist in jüngster Zeit in ein beson-

deres Licht gerückt durch die Untersuchungen von BUTLER u. SIMPSON (1954—1960) in England, die ihr die Erzeugung der sog. „queen substance“ zuschreiben. Anatomisch-histologische Untersuchungen darüber sind aber nicht bekannt.

Herrn Dr. MARTIN LINDAUER danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und für die stete Hilfsbereitschaft im Laufe der Untersuchungen.

B. Material und Methode

I. *Meliponiden*

Die Untersuchungen begann ich an 4 Arten von Meliponini: *Trigona postica* LATREILLE¹, *Trigona ruficrus* LEPELETIER, *Trigona hyalinata* LEPELETIER und *Melipona scutellaris* LATREILLE. Die Tiere waren aus Versuchsstöcken in Piracicaba, São Paulo (Brasilien), abgefangen und in Fixierungsflüssigkeit nach DIETRICH fixiert worden. (Gemisch nach DIETRICH: Alkohol 96% — 17 Teile; Formol 40% — 6 Teile; Eisessig — 2 Teile; Aqua dest. — 28 Teile). Nach der Fixierung wurde das Material in Alkohol gebracht und per Flugzeug nach München gesandt. Nachträglich bekam ich noch *Trigona droryana* FRIESE und *Trigona jaty* D. T.².

LINDAUER brachte aus Brasilien (Ende April 1957) zwei kleine Völker von *Trigona scaptotrigona* und eines von *Trigona jaty* mit, die im Garten des Zoologischen Institutes von München aufgestellt wurden. Die Kästchen mit den Bienen waren in einem geheizten Häuschen untergebracht, von wo sie an warmen Tagen zum Sammeln ausflogen. Beim Vorrücken der kalten Jahreszeit (Anfang November) wurden die Völker in einen geheizten Bienenraum im Keller des Zoologischen Institutes übersiedelt. Der Bienenraum war nach der bewährten Methode von MAX RENNER (1955) eingerichtet. *Trigona scaptotrigona* überlebte den Winter nicht, während *Trigona jaty* 2mal überwinterte.

Näheres über die Biologie der stachellosen Bienen bei SCHWARZ (1948).

II. *Honigbienen, Hummeln und solitäre Bienen*

Es wurden Bienen der Krainer-Rasse verwendet (*Apis mellifica carnica* POLLM.) Die Hummeln und solitären Bienen wurden in München oder in der Umgebung abgefangen.

Zur morphologischen Untersuchung wurden die Bienenköpfe in Wachs eingeschmolzen, unter stereomikroskopischer Kontrolle die Mandibeldrüse herauspräpariert, sofort in Champy-Gemisch fixiert (ROMEIS No. 298 und 972) und zur vollständigen Erhaltung der Schwärzung durch OsO₄ über Zedernholzöl in Paraffin eingebettet (ROMEIS No. 1057); die Schnitte wurden noch in Safranin gefärbt (ROMEIS No. 691—92). Vergleichshalber habe ich bisweilen auch doppelte Osmierungen nach KOLATSCHEW gemacht (ROMEIS No. 1009), sowie Fixierungen mit folgenden Gemischen: das oben angeführte Gemisch nach DIETRICH, BOUIN, CARNOY, ROMEIS und FLEMMING; hier wurde in Hämatoxylin und Eosin gefärbt. Vergleichende Messungen an Zellen wurden aber nur an Präparaten gemacht, die in Champy-Gemisch fixiert waren. Zum Einbetten verwendete ich hartes Paraffin (Schmelzpunkt 56—58°), weil oft auch die Mandibeln mitgeschnitten werden sollten (Schnittdicke 8—12 μ).

¹ Innerhalb der Gattung *Trigona* hat MOURE neuerdings noch die Untergattung *Scaptotrigona* aufgestellt, so daß der genaue Name *Trigona (Scaptotrigona) postica* LATREILLE lautet. Ich werde abgekürzt noch die ältere Bezeichnung *Trigona scaptotrigona* verwenden.

² Für diese Zusage möchte ich hier Herrn Prof. Dr. WARWICK KERR aus Rio Claro (Brasilien) meinen Dank aussprechen.

C. Die Mandibeldrüse von *Trigona (Scaptotrigona) postica* LATREILLE

Trigona scaptotrigona nimmt unter den Meliponini bezüglich des Alarmierungsvermögens eine Sonderstellung ein; sie besitzt die Fähigkeit, ihre Artgenossen auf Duftbahnen an einen Futterplatz zu lotsen (LINDAUER u. KERR 1958). Die Tiere sind sehr klein, etwa so groß wie die Stubenfliege, schwarz, an den 3 oder 4 letzten Abdominalsegmenten braunsilbrig behaart.

I. Allgemeine Morphologie der Kopfdrüsen

So wie die *Apis*-Arbeiterin besitzen auch die Bienen dieser Art drei sehr gut entwickelte Kopfdrüsen (abgesehen von zahlreichen kleineren Hautdrüsen) (Abb. 1).

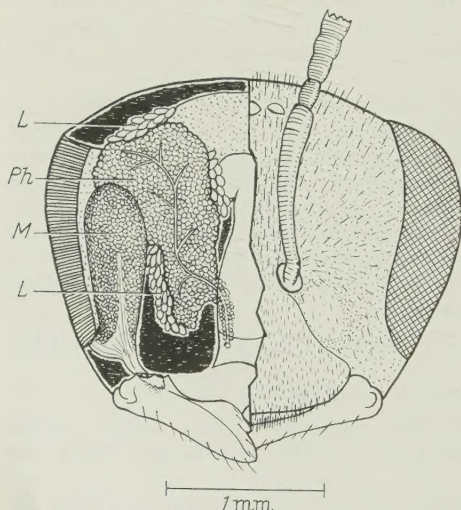


Abb. 1. Kopf von *Trigona scaptotrigona* ♀. Die linke Hälfte des Kopfes stellt eine Frontalansicht dar. An der rechten Hälfte ist die Kopfkapsel entfernt und die Lage des Hirns mit den Drüsen eingezeichnet. *L* Labialdrüse; *Ph* Pharynxdrüse; *M* Mandibeldrüse

Die *Pharynxdrüse* (auch Futtersaftdrüse genannt) liegt lappenartig auf dem Hirn ausgebreitet; in einen Hauptkanal münden 6—8 Seitenkanäle, die das Sekret von den Drüsenlobuli zusammenführen. Der Hauptkanal mündet am Schlundplättchen, genau dort, wo auch bei *Apis* die Futtersaftdrüse mündet.

Die *Labialdrüse* besteht aus einem thorakalen Teil und aus einem Teil, der im Hinterkopf liegt. Bei *Trigona scaptotrigona* liegen drei verschiedene Trauben dieser Drüse am Rande der Pharynxdrüse. Die Sammelkanälchen der Kopftrauben münden in die Kanäle der Thorakaltraube

unter dem Ösophagus mit einer kleinen Ausbuchtung; von dort führt ein einziger Kanal zur Mündung am oberen Teil der Zunge; das Sekret dieser Drüse ist von öligem Konsistenz; über seine biologische Bedeutung ist nichts bekannt.

Das eigentliche Objekt meiner Untersuchungen ist die Mandibeldrüse, die im folgenden ausführlicher behandelt wird.

II. Die Mandibeldrüse

1. Lage und Morphologie. Frontal auf jedem Augenlappen des Hirns liegt je eine Mandibeldrüse, von der vorderen Kopfkapsel durch eine große

Trachee getrennt. Sie reicht von der Mandibelwurzel bis etwa $\frac{2}{3}$ in die Kopfhöhle hinauf. Das schlauchartige Gebilde ist nach oben etwas erweitert, nach unten etwas verjüngt in eine Art Stiel, mit dem es am inneren Rand der Mandibel festsetzt. Rückwärts in die Kopfkapsel hinein dehnt sich eine sackartige Ausstülpung zwischen die Mandibelmuskulatur, das Reservoir, etwas kleiner als der vordere, drüsige Teil. Die Drüsenzellen befinden sich in der Wand des Hauptschlauches und auf der oberen Seite des Reservoirs; am unteren Stiel fehlen die Drüsenzellen vollkommen (Abb. 2a und b).

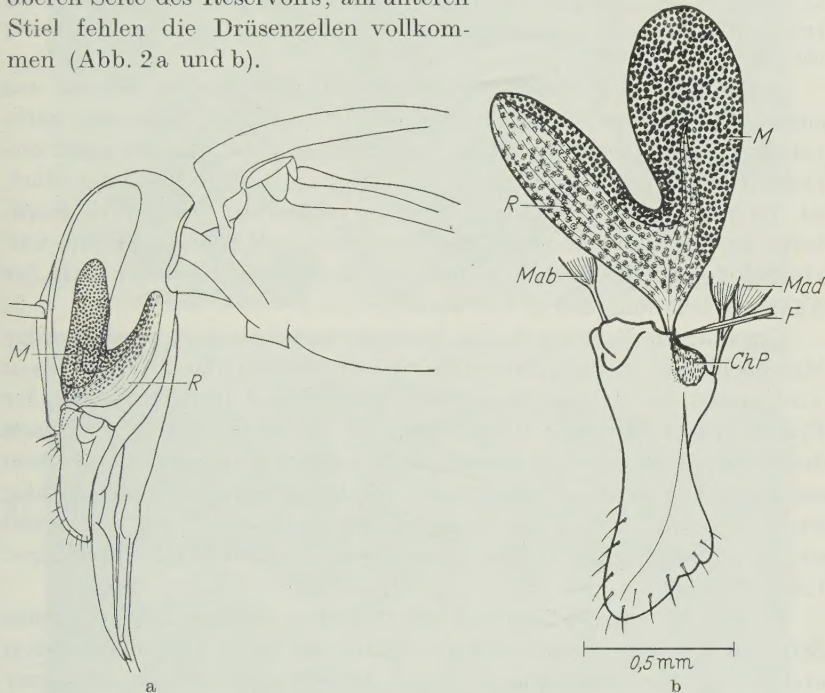


Abb. 2a u. b. *Trigona scaptotrigona* ♀. a Seitenansicht, mit eingezeichneter Mandibeldrüse; b Rechte Mandibel mit Mandibeldrüse; *ChP* Verschlussplättchen der Drüse; *M* Mandibeldrüse; *Mab* Musculus abductor mandibulae; *Mad* Musculus adductor mandibulae; *R* Reservoir der Drüse; *F* Fasern, die zum Hypopharynx ziehen

Das Sekret ist eine weißliche, ölige Flüssigkeit, die sehr stark und unangenehm riecht. Es ist nicht löslich in Wasser, aber in hochprozentigem Alkohol. Beim Herauspräparieren der Drüse in physiologischer Kochsalzlösung quellen bisweilen Tropfen heraus, die kugelförmig bis zur Oberfläche des Wassers steigen und sich dort in feindünnem Film ausbreiten. Die Reaktion ist sauer, zwischen pH 4,5 und 5. Durch OsO_4 fixiert gibt es einen schwarzen Niederschlag (s. unten). An der chemischen Analyse des Sekretes arbeitet bereits Prof. W. KERR (São Paulo, Brasilien) mit anderen Forschern (briefliche Mitteilung).

Trigona scaptotrigona-♀ hat die Mandibeldrüse in demselben Maße ausgebildet wie die Arbeiterin; das Sekret ist aber etwas steifer, fast von der Konsistenz des Vaselins. Die Kopftraube der Labialdrüse ist etwa von derselben Größe wie bei der Arbeiterin; es ist keine Pharynxdrüse vorhanden (bei *Apis*-♀ auch nicht).

Das Männchen von *Trigona scaptotrigona* besitzt eine auffallend große Pharynxdrüse, die sich lappenartig über das Hirn ausbreitet. Die Labialdrüse verzweigt sich im Kopf in 3 Trauben, von denen zwei bei der Aufpräparierung des Kopfes von vorne sofort sichtbar sind; eine liegt oben am Augenlappen des Hirns und eine neben dem Pharynx. Die Mandibeldrüse ist sozusagen eine Miniatur der Arbeiterinnendrüse, so daß sie zwischen der Mandibel und dem unteren Rand des Hirns Platz hat. Die Drüsenzellen befinden sich vornehmlich am Hauptschlauch der Drüse; der Anhang nach hinten dient als Reservoir.

2. Histologie der Mandibeldrüse. Der Drüsenschlauch besteht aus einem einschichtigen Drüsenepithel, das nach innen durch eine zarte Intima begrenzt wird; im allgemeinen sieht diese Intima sehr stark zerknittert aus. In der stielartigen Verlängerung, die zur Mündung führt, ist die Membrana intima etwas stärker ausgebildet. Gegen die Kopfhöhle werden die Drüsensäcke von einer dünnen Membrana propria umkleidet. Im distalen Teil der Drüse sind die Zellen etwas höher als in der Nähe der Mündung und in der Mitte.

Um über die Zahl der Zellen Auskunft zu bekommen, wurden einige Mandibeldrüsen in Essig-Orcein fixiert und gefärbt (Abb. 2b) (1 g Orcein wird in 100 cm³ 45%iger Essigsäure gekocht und filtriert. Dauer der Fixierung und Färbung: 10—15 min. Die Kerne der Zellen erscheinen dunkelrot). Unter dem Stereomikroskop wurden die so gefärbten Drüsen auf einem Objektträger ausgebreitet; da das Drüsenepithel einschichtig ist, sind die tiefroten Kerne leicht zu zählen. Die Zahl der Zellen von einigen so behandelten Drüsen schwankt zwischen 1037 (Minimum) und 1224 (Maximum).

In jeder Drüsenzelle liegt ein feines Röhrchen, das sich durch die ganze Zelle um den Kern windet und das Sekret der Drüse aufnimmt (Abb. 3 und 5a—c). Manchmal ist es so eng um den Kern geschlungen, daß dieser eingeschnürt und lappenartig erscheint. Das Sammelröhrchen ist vor dem Austritt immer knäuelartig um ein Kernchen (s. unten) gewunden, durchdringt die Membrana intima und mündet in das Lumen der Drüse (Abb. 5a). Oft vereinen sich mehrere Kanälchen benachbarter Zellen zu einem Bündel, so daß die Membrana intima an der Mündungsstelle siebartig durchlöchert erscheint.

Das erwähnte Kernchen, das im Knäuel des Sekretröhrchens liegt, ist der Rest von einer Zelle, die das Kanälchen gebildet hat. In Schnitten von noch nicht geschlüpften Bienen, wo die Mandibeldrüse noch unvollkommen ausgebildet ist, liegen 2 Schichten von Zellen vor. Die innere ist wohl dünner als die äußere, aber doch von einem beträchtlichen Ausmaß; zu dieser Zeit wird das Kanälchen gebildet. Bei schlüpfenden Bienen ist diese innere Zellschicht schon bis zum Kernchen rückgebildet.

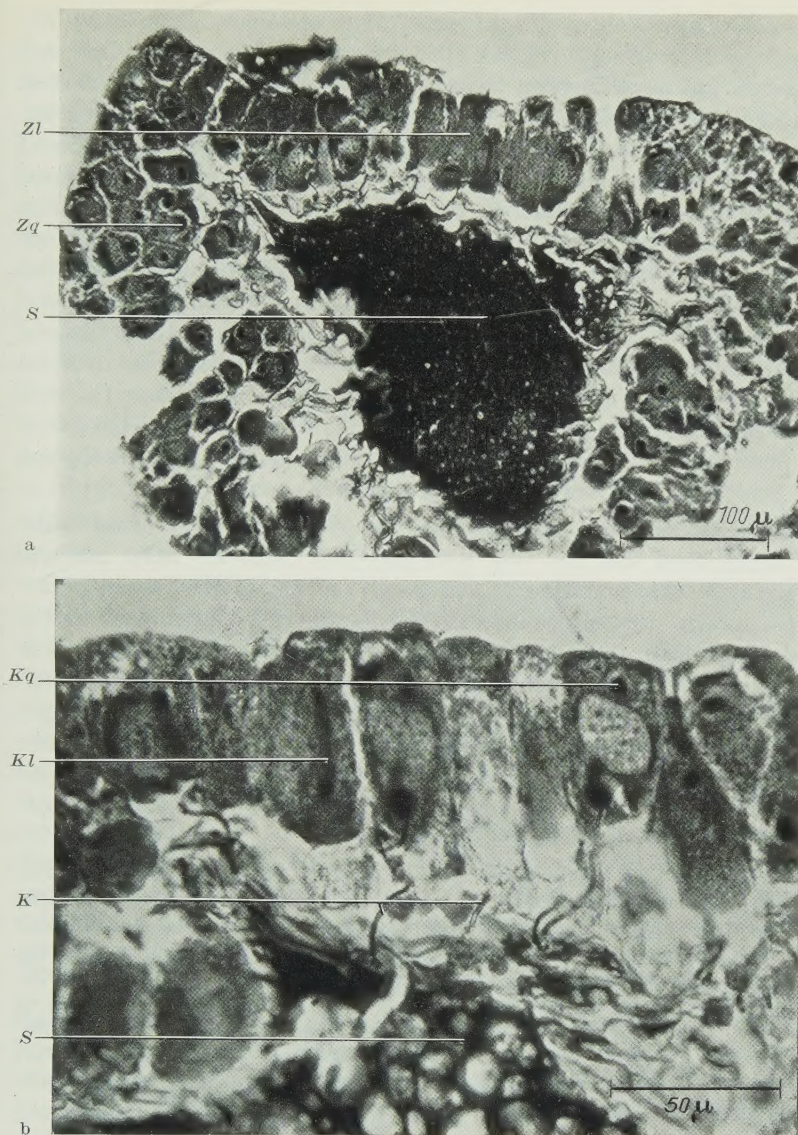


Abb. 3a u. b. Schnitte durch die Mandibeldrüse von *Trigona scaptotrigona*. a Übersicht mit Drüsenlumen, Zellen längs und quer (Fixiert in OsO_4); b Drüsenzellen längs, stärker vergrößert (OsO_4) K Sekretkanälchen; Kl Sekretkanälchen längs; Kq Sekretkanälchen quer; S Drüsensekret; Zl Zelle längs; Zq Zelle quer

Es sei bemerkt, daß die Giftdrüse von *Apis mellifica* ebenfalls aus 2 Zellschichten besteht (AUTRUM u. KNEITZ 1959), von denen die innere viel schwächer entwickelt ist und nur die äußere sezerniert. In der Giftdrüse

ist also die innere Zellschicht nur zum Teil rückgebildet, in der Mandibeldrüse von *Trigona scaptotrigona* aber weitgehend degeneriert. Daß das Röhrchen aus einer eigenen Zelle hervorgeht, muß man auch daraus schließen, daß es gewöhnlich mindest 3mal so lang ist wie die Drüsenzelle, in der es liegt; dazu kommt noch der äußere Teil — nicht selten ebenso lang als die Drüsenzelle. Zu dem gleichen Schluß kommt auch SOUDEK (1929) bezüglich der Röhrchen der Pharynxdrüse von *Apis mellifica* (zitiert von KRATKY 1931), in der sich ähnliche Zellen finden. SCHNEIDER u. KAISLING (1957) fanden an Ausführungskanälchen von Drüsenzellen auf den Fühlern des Seidenspinners Reste von Zellen, die ähnliche Funktion gehabt zu haben scheinen. Auch an den Mechano- und Chemorezeptoren der Epidermis sind immer Reste von den Zellen vorhanden, die die Haare und die Gelenkhaut gebildet haben — Trichogene- und Tormogenezelle (s. unten). Jedenfalls sind die Kernchen keine Überreste von degenerierten Drüsenzellen, wie SCHIEMENZ (1883) meint, da sie vor dem Schlüpfen der Tiere in meinen Präparaten zu sehen waren.

Die Histologie der Mandibeldrüse von *Trigona scaptotrigona* deckt sich weitgehend mit der von *Apis mellifica* (KRATKY 1931) und wie SCHIEMENZ (1883) und HESELHAUS (1922) sie bei anderen Familien dargestellt haben. Die von SCHIEMENZ erwähnten Seitenkanälchen an den Sammelröhrchen sind allerdings nicht vorhanden, wie auch KRATKY mit Recht bemerkt; es handelt sich allem Anschein nach um die flaschenbürstenartigen Gebilde, wie sie HESELHAUS (1922) beschrieben und gezeichnet hat; KRATKY betont, daß er keine Seitenkanälchen sehen konnte, erwähnt aber auch nur beiläufig diese eindrucksvolle Erscheinung der „Flaschenbürsten“, die in bestimmten Sekretionsstadien deutlich auftreten, wie später noch berichtet wird.

JACOBS (1925) hat eine genauere Beschreibung des Sekretkanälchens gegeben, wie es in den Ampullendrüsenzellen des Sterzelorgans der Biene vorliegt. AUTRUM u. KNEITZ (1959) fanden es ebenfalls in den Zellen der Giftdrüse von *Apis*. In den Giftdrüsen von Wespen verzweigt es sich sogar in mehrere Äste (SCHLUSCHE 1936). Bezüglich der Beschaffenheit des Kanälchens dürfte zutreffen, was JACOBS (1925) am Duftorgan der Biene fand: das Röhrchen löst sich in 20%iger Kalilauge; es scheint daher aus einem Eiweiß-Umbildungsprodukt und nicht aus Chitin zu bestehen. Daß die Kanälchen nun tatsächlich das Sekret hinausführen, sieht man eindeutig aus den histologischen Schnitten mit OsO_4 -Fixierung, wo das Sekret sowohl im Drüsenlumen als auch im Kanälchen schwarz erscheint (Abb. 3).

Am größten sind die Drüsenzellen bei junggeschlüpften Tieren, sowohl in der Längsrichtung (senkrecht zur angrenzenden Intima) als auch in der Querrichtung (parallel zur angrenzenden Intima) (Abb. 4). In der Abb. 4 wurde nicht das Volumen der Zellen eingetragen, sondern das Maß in Längs- und Querrichtung, weil dadurch deutlich zum Ausdruck kommt, daß die Drüsenzellen besonders in der Höhe schwanken. In der Längsrichtung können sie sich nämlich beliebig weit in die Kopf-

höhle ausdehnen, in der Querrichtung aber nicht, weil sie gegeneinander gepreßt sind. Mit zunehmendem Alter werden die Zellen kleiner, aber nicht so extrem klein, wie KRATKY es an der Mandibeldrüse von *Apis*-Arbeiterinnen festgestellt hat. Bei meinen Untersuchungen fand ich die Drüsen immer noch funktionsfähig und mit Sekret im Reservoir, auch bei den ältesten Tieren, die schon nahe am Absterben waren. Vakuolisierungen in den Drüsenzellen sind als Alterserscheinungen zu deuten; man findet sie nur in den Zellen von älteren Tieren. Beziehungen zwischen der Vakuolisierung und dem Sekretionszustand konnten nicht gefunden werden: KRATKY konnte ebenfalls keine an der *Apis*-Drüse finden.

3. Rhythmus der Sekretbildung. Bei den Beobachtungen im Stereomikroskop stellte sich heraus, daß *Trigona scaptotrigona* verhältnismäßig große Mengen des Drüsensekretes abgeben kann. An einer Pinzette oder Nadel, die dem Tier zwischen die Kiefer kamen, lief das Sekret

manchmal sogar herunter; wenn das Tier mit den Mandibeln nach oben gerichtet war (dem Objektiv zugewandt), geschah es bisweilen, daß Sekret über die Augen hinunter lief. Dabei konnte man den pikanten und durchdringenden Geruch des Sekretes wahrnehmen. Denselben Geruch empfindet man, wenn eine Schar solcher Bienen einem in die Haare geraten und sich darin mit Summlauten festbeißen.

LINDAUER hatte schon festgestellt (1958), daß das Sekret in kleinen Mengen als Lockstoff für die Duftbahnen verwendet wird, bei höherer Konzentration aber Angriffsalarm auslöst. Ähnliches konnte ich an den Völkern in München beobachten: Ein Schälchen mit alkoholischer Lösung des Sekretes wurde von den Bienen mit Interesse berochen und untersucht; Filterpapier mit einer zerquetschten Drüse, wirkte dagegen abschreckend.

Da *Trigona scaptotrigona* das Sekret der Mandibeldrüse in bestimmten Situationen in größeren Mengen verbraucht — z. B. bei der Markierung von Duftbahnen oder in Verteidigungs- und Angriffssituationen — tauchte die Frage auf, ob die Drüse nach solch einer reichlichen Sekretabgabe in rege Aktivität geraten werde, um rasch wieder frisches Sekret

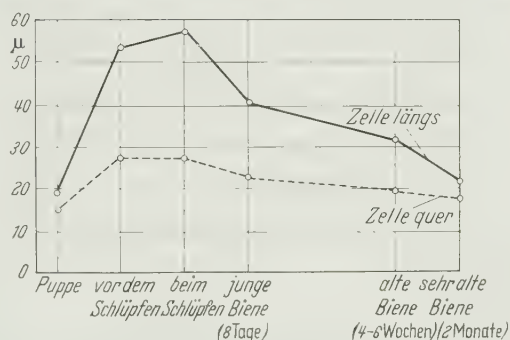


Abb. 4. Größe der Mandibeldrüsenzellen von *Trigona scaptotrigona* in verschiedenen Altersstufen. Durchgehende Linie = Längsdurchmesser der Zellen; gestrichelte Linie = Querdurchmesser der Zellen; Ordinate = Größe der Zellen (in μ); Abszisse = Alter der Tiere

herzustellen. Darüber sollten Untersuchungen über den Rhythmus der Sekretbildung Aufschluß geben.

Über die Sekretbildung bei Wirbellosen liegen zwar seit langem Arbeiten vor: als Objekt wurde aber meistens die Mitteldarmdrüse verwendet, in der die Drüsenzellen große Vakuolen von Sekret bilden, das ins Drüsenlumen ergossen wird; meistens werden dabei die Drüsenzellen ganz abgeschnürt und mit ihrem Inhalt abgestoßen. So am Flußkrebs *Astacus* (APATHY u. FARKAS 1906; JACOBS 1925) und am Mehlwurm *Tenebrio* (BIEDERMANN 1898). Die Arbeitsweise und die Beschaffenheit dieser Drüse ist aber ganz anderer Art als die der Mandibeldrüse, und daher gelten diese Untersuchungen nicht für mein Versuchsobjekt. Was man am Duftorgan der Honigbiene (JACOBS 1925), an der Giftdrüse von Wespen (SCHLUSCHE 1936) und an der Giftdrüse von *Apis mellifica* (AUTRUM u. KNEITZ 1959) gefunden hat, steht meinem Objekt schon viel näher. In den Giftdrüsen von *Apis* wird aber nur einmal Gift in größeren Mengen sezerniert, zwischen dem 16. und 20. Tag; es liegt also kein eigentlicher Rhythmus der Sekretbildung vor. In der Mandibeldrüse der Apiden haben wir ein recht günstiges Objekt für ein grundlegendes Studium dieser Rhythmik.

Für die Versuche wurden die Bienen am Flugloch abgefangen, wobei darauf geachtet wurde, daß sie noch kein Sekret abgaben. Dies gelang leicht, indem man sie auf einen Grashalm klettern ließ und sofort in ein Kästchen brachte. Diese Tiere wurden in der oben beschriebenen Weise unter der binokularen Lupe gereizt, so daß sie reichlich Mandibeldrüsensekret abgaben; darauf wurden sie in regelmäßigen Abständen getötet und ihre Mandibeldrüse fixiert: ohne Sekretabgabe, unmittelbar danach, dann 5, 10, 25 oder 30 min später.

In einer Drüsenzelle ohne vorherige Sekretabgabe (Abb. 5a) erscheinen deutlich die „Flaschenbürsten“: um das Röhrchen herum befindet sich ein schwarzer Hof von Sekret oder von Vorstufen desselben, aber nur in kleinen Mengen; große Teile der Zelle sind nur schwach bräunlich gefärbt. Eine Drüse, die 10 min vor der Fixierung entleert wurde — durch Reizung der Biene (bei der Reizung wird das im Reservoir angesammelte Sekret abgegeben) — mobilisiert sofort das vorhandene Sekret in den Zellen (Abb. 5b). Rings um die Röhrchen tritt eine intensive dunkle Färbung auf — bei Fixierung mit OsO_4 — viel intensiver und stärker abgegrenzt als in der vorigen Stufe. Größere Felder in der Zelle bleiben ganz hell, weil dort weder Sekret noch Vorstufen desselben vorhanden sind. 20 min nach der Sekretabgabe ist die Regeneration in vollem Gang (Abb. 5c): die ganzen Zellen sind braun gefärbt (Vorstufen des Sekretes) und rings um die Röhrchen intensiv schwarz (Sekret, das durch das Röhrchen aufgenommen wird). Dieses typische Bild der Sekretregeneration zeigte sich sowohl an jüngeren Bienen während der Tätigkeit im Stock, als auch an älteren Trachtbienen (s. unten).

Zu dieser Deutung des Zellbildes berechtigen uns folgende Überlegungen: Bei der Fixierung mit OsO_4 wird ein Teil der Fettstoffe durch Reduktion schwarz; ein anderer Teil derselben wird braun (ROMEIS No. 283; 1053—56). Obwohl die frühere Annahme nicht zutrifft, daß es sich bei den schwarzen Niederschlägen um Glyceride, bei den braunen



Abb. 5a—c. Zellen der Mandibeldrüse von *Trigona scaptotrigona* in verschiedenen Sekretionszuständen; a Drüse fixiert ohne vorherige Sekretabgabe; b Drüse fixiert 10 min nach Sekretabgabe; c Drüse fixiert 20 min nach Sekretabgabe (große Drüsenzellen von einem jüngeren Tier). *l* Membrana intima; *k* Kernchen; *Kl* Drüsenkanälchen längs; *Kq* Drüsenkanälchen quer; *L* Drüsenlumen; *P* Membrana Propria; *ZK* Zellkern

um Lipide handelt, (ROMEIS No. 1054), steht doch fest, daß die stärkste Schwärzung durch Ölsäure und Oleingemische veranlaßt wird. Bei meinen Untersuchungen ging es ja nicht darum, die Komponenten von Fettsubstanzgemischen zu unterscheiden. Das Zellbild zeigte eine auffallend intensive Schwärzung im Sekretkanälchen und unmittelbar um dasselbe herum (fertiges Sekret), während der übrige Zellinhalt meist braun gefärbt war (Vorstufen des Sekretes).

Dieser Rhythmus war natürlich nicht immer an allen Zellen derselben Drüse zu sehen; wenn auch im allgemeinen der Arbeitsrhythmus der

Drüsenzellen synchron verläuft, „tanzen vereinzelte Zellen aus der Reihe“ (RIES 1938).

Der gesamte Aufbau der Drüsenzellen und infolgedessen auch der ganze Mechanismus der Sekretbildung ist bei den Insekten anders als bei den Wirbeltieren. Erstens weisen die uns vorliegenden Zellen keine Polarität auf: das Sekret wird im ganzen Zelleib hergestellt und in der gesamten Zelle durch das Röhrchen gesammelt. Zweitens treten im Zellbild keine Organellen auf, wie Golgi-Apparat, Mitochondrien, Mikrosomen (NASSANOW 1923, JACOBS 1927), die mit der Herstellung des Sekretes in Zusammenhang gebracht werden könnten; bei allen Fixierungsmethoden, die ich angewandt habe, tritt nur eine stärkere oder schwächere diffuse Färbung auf, aller Wahrscheinlichkeit nach hervorgerufen durch feinste Granula von der Größenordnung unter dem Auflösungsvermögen des Lichtmikroskopes. Dasselbe hat JACOBS (1927) beobachtet und erklärt hierzu, daß der Golgi-Apparat in den Zellen der wirbellosen Tieren über

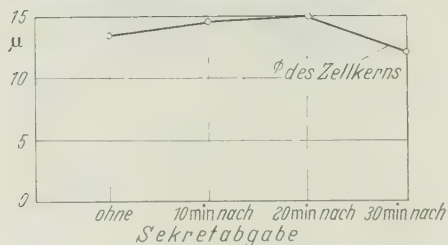


Abb. 6. Durchmesser der Zellkerne bei verschiedenen Sekretionszuständen der Mandibeldrüse. Der Zellkern nimmt während der Sekretbildung deutlich an Größe zu. Nach Ausschüttung der Nukleotiden (wenn die Drüsenzellen mit Sekret gefüllt sind) ist er am kleinsten¹

den ganzen Zelleib fein verteilt ist und durch die Fixierung nicht als sichtbare Struktur dargestellt wird.

Nach den neuesten Ansichten der Zellphysiologie (HAAS 1955, BRACHET 1958) haben wir eine wichtige Funktion des Zellkerns in der Ausbildung und Erhaltung morphologischer und physiologischer Mechanismen zu sehen. Die Art und Weise, wie die Erhaltung der zytoplasmatischen Mechanismen gedacht werden soll, ist noch nicht klar. Fest steht, daß der Kern ständig Mikrosomen bildet, Enzyme und Coenzyme synthetisiert (BRACHET 1958), die laufend im Zytoplasma bei der Sekretbildung ersetzt werden müssen. Eine so intensive Aktivität, wie die von mir beobachtete Sekretbildung in den Drüsenzellen, sollte sich daher durch merkbare morphologische Änderungen der Zellkerne bemerkbar machen.

Ich habe deshalb an den Kernen der Drüsenzellen in verschiedenen Sekretionsstadien Volumen-Messungen durchgeführt und konnte im Laufe der Sekretbildung eine deutliche Größenzunahme der Kerne feststellen (Abb. 6). Während der Kerndurchmesser, bei normaler Tätigkeit der Drüse $13,5 \mu$ beträgt, steigt er auf 15μ zur Zeit der stärksten Aktivität, 20 min nach der Reizung und Sekretabgabe. Wenn

¹ Die beiden extremen Werte sind statistisch gegeneinander gesichert. $P < 0,0002$; $S_D = 0,175$ (t-Tafel nach PATAU).

schließlich die Zelle mit Sekret und Vorstufen desselben wieder ganz gefüllt ist (etwa 30 min nach der Reizung), sinkt der Kerndurchmesser rasch herab auf $12\ \mu$. Das steht genau in Einklang mit unseren Kenntnissen der Zellphysiologie: die Größenabnahme dürfte eine Folge der Ausschüttung größerer Mengen Nukleinsäuren sein, die in den Coenzymen enthalten sind und bekanntlich vom Zellkern geliefert werden (HAAS 1955, BRACHET 1958). Das Sekret kann seinerseits nur durch die Einwirkung dieser Coenzyme synthetisiert werden. So erscheint der Zellkern zur Zeit der größten Ansammlung des Sekretes im Zellplasma „entleert“; das Maximum des Sekret-Vorrates und das Maximum des Zellkern-Volumens stehen in einer deutlichen Phasenverschiebung zueinander. Bei der Ansammlung und Synthese der Nukleinsäure erreicht der Zellkern sein Maximum an Volumen; nachdem die Stoffe für die Synthese des Sekretes ins Zellplasma geschüttet wurden, erscheint er am kleinsten.

Eine ähnliche Größenzunahme des Zellkernes während der Sekretion hat TANNER (1939) an Drüsenzellen des Rattendarmes festgestellt; LIPP (1952) beobachtete dasselbe an den Kernen der trichogenen Zellen der Wasserwanze zur Zeit der stärksten Zellaktivität.

Die vorliegenden Ergebnisse deuten an, daß der Mandibeldrüse neben der Erzeugung des Duftsekretes bei *Trigona scaptotrigona* noch eine andere Aufgabe zufällt. Wenn man nämlich die Kurve der Zellgrößen (Abb. 4) mit der Arbeitsteilung der Bienen während ihres Lebens vergleicht, fällt auf, daß die stärkste Entwicklung der Mandibeldrüse in einen Lebensabschnitt fällt, in dem die Tiere noch nicht im Außendienst stehen. KERR u. SANTOS NETO (1956) haben in ihren Studien über die Arbeitsteilung unter den Meliponiden festgestellt, daß sie darin *Apis mellifica* ziemlich nahe stehen, allerdings mit einigen wesentlichen Unterschieden. Vom 1.—18. Tag beschäftigen sie sich vornehmlich mit Wachssezernierung (untersucht wurde *Trigona quadrifasciata* LEPELETIER); 13.—21. Tag: Betreuung und Fütterung der Brut; 27.—30. Tag: Reinigung und die ersten Ausflüge; später betätigen sie sich als Trachtbienen.

Aus Abb. 4 ist ersichtlich, daß *Trigona scaptotrigona* gerade in der Jugendzeit die bestentwickelten Mandibeldrüsen hat. Es liegt also nahe anzunehmen, daß das Sekret in großen Mengen während des Jugendalters der Tiere für irgendwelche Arbeiten im Innendienst verwendet wird.

4. Verschlusmechanismus der Mandibeldrüse. Die Mandibeldrüse verjüngt sich nach unten in einen hohlen Stiel, mit dem sie an der inneren Seite der Mandibelwurzel sitzt. Bei geschlossenen Kiefern ist ihre Mündung nicht zu sehen, weil das Labrum sie überdeckt. Ich habe an dieser Stelle einen Verschlusmechanismus gefunden, der hier näher beschrieben sei.

Es bestand bisher die Ansicht, daß die Mandibeldrüse der Apiden unmittelbar nach außen münde und daß das Sekret durch einfaches Spreizen der Kiefer freigegeben werde; BUTLER erwähnt als einziger

(1958) einen Verschlußmechanismus bei *Apis mellifica*. Verschiedene Schlüsse über die Funktion der Drüse wurden von dieser falschen Voraussetzung aus gemacht. Das Sekret wird nicht beim Spreizen der Kiefer automatisch freigegeben, sondern willkürlich — sowohl bei geschlossenen als bei geöffneten Mandibeln. Außer dieser mechanischen Vorrichtung ist sogar ein eigenes Sinnesorgan vorhanden, das das Sekret über sinnesphysiologischem Wege wahrnehmen und die Sezernierung regulieren kann (s. unten). Bei *Trigona scaptotrigona* ist die mechanische Vorrichtung besonders deutlich zu sehen; zum Vergleich werde ich auch den Verschlußmechanismus der *Apis*-♀ anführen.

Verschlußmechanismus von Trigona scaptotrigona (Abb. 2 b und 7). Über der Mündung der Drüse befindet sich eine Chitinleiste, die genau in eine

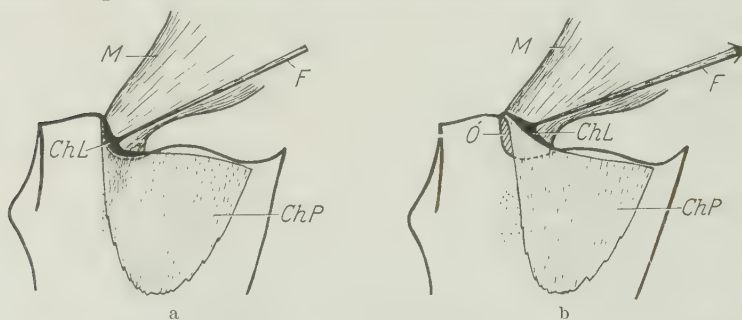


Abb. 7 a u. b. Verschlußmechanismus der Mandibeldrüse von *Trigona scaptotrigona*. a In geschlossenem Zustand; b geöffnet; ChL Chitinleiste; ChP Chitinplättchen; F Fasern, die zum Hypopharynx ziehen; M Mandibeldrüse; Ö Drüsenöffnung

Kerbe an der Mandibelwurzel paßt und so die Drüsenmündung abschließt (Abb. 7 a). Die Chitinleiste setzt sich als dünnes Chitinplättchen entlang der inneren Seite der Mandibel fort und ist zum Teil mit ihr verwachsen. An der Chitinleiste selbst, die die Drüsenmündung abschließt, setzt ein Strang sehnenartiger Fasern an, der nach hinten zum Hypopharynx zieht. Durch Zurückziehen des Hypopharynx wird die Chitinleiste aus der Kerbe der Mandibel gezogen; so wird die Drüsenmündung geöffnet, und das Sekret kann heraustreten (Abb. 7 b). Kehrt der Hypopharynx wieder nach vorne zurück, so schnellst die elastische Chitinleiste in die Kerbe der Mandibel und verschließt die Drüsenmündung.

Ich konnte wiederholt beobachten, wie Tiere auch mit geschlossenen Oberkiefern das Sekret der Mandibeldrüse abgaben, wobei sich das Chitinplättchen durch den Hypopharynx betätigt an der Mandibel rhythmisch auf und ab bewegte. Andererseits konnte ich beim Präparieren der Tiere unter dem Stereomikroskop beobachten, daß bei gespreizten Kiefern kein Sekret ausgeschieden wurde; erst wenn ich selbst an den Fasern zog oder den Hypopharynx zurückdrückte, quoll das Sekret heraus.

Verschlußmechanismus bei Apis-Königin (Abb. 8) Die Verschlußvorrichtung ist an allen von mir untersuchten Bienen-Arten mit kleinen Abwandlungen vorhanden. Das Prinzip ist im Grunde genommen immer dasselbe: eine elastische Chitinleiste drückt den Mündungskanal der Drüse zusammen und verhindert den Ausfluß des Sekretes. Abb. 8 zeigt den Mechanismus bei der Bienen-♀. Das Verschlußplättchen wird beim Öffnen durch zwei sehnartige Faserstränge zurückgezogen; läßt der Zug nach, so schnellt das Plättchen durch seine elastische Beschaffenheit wieder in die Normallage zurück, ähnlich wie der Deckel einer eingedellten Metallbüchse. Das Chitinplättchen, das bei *Trigona scaptotrigona* unter der Mündung an der Mandibel liegt, ist an der Mandibel der Bienen-Weibchen nicht vorhanden.

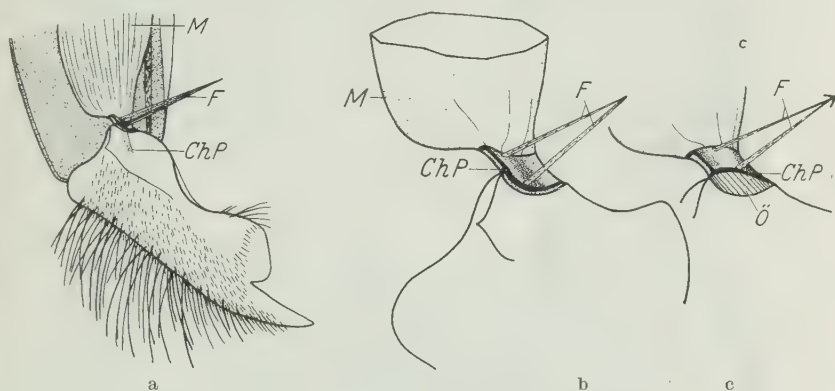


Abb. 8a—c. Verschlußmechanismus der Mandibeldrüse von *Apis*-♀. a Übersicht; b in geschlossenem Zustand; c geöffnet. (Bezeichnung wie in Abb. 7)

Ich fasse zusammen: *Trigona scaptotrigona* lotst die Artgenossen vom Stock zum Futterplatz — durch Legen von Duftbahnen — mit dem Sekret der Mandibeldrüse. Das hat Anregung gegeben, die anatomisch-histologische Beschaffenheit dieser Drüse zu untersuchen und ihren Sekretionsrhythmus zu studieren. Die Drüse ist stark entwickelt und erstreckt sich mit einem Drüsen- und einem Reservoirteil weit in die Kopfkapsel hinein. In jeder Zelle des einschichtigen Drüsenepithels liegt ein gewundenes Röhrchen, das das Sekret aus der Zelle in das Drüsenlumen leitet. Die Abgabe des Sekretes erfolgt nicht durch einfaches Spreizen der Kiefer, sondern wird durch einen Verschlußmechanismus reguliert, der vom Hypopharynx aus betätigt wird. Nach der Abgabe von großen Mengen Sekretes treten die Drüsenzellen in rege Aktivität, mobilisieren die Vorstufen des Sekretes, so daß davon nach etwa 20 min wieder größere Mengen vorhanden sind. An den Zellkernen ist während dieser Sekretbildungs-Phase eine deutliche Größenzunahme zu beobachten.

Es sei abschließend noch bemerkt, daß die hier untersuchte Funktion sicher nicht die einzige Aufgabe der Mandibeldrüse im Leben der Meliponini darstellt, was aus dem Vergleich der Arbeitsteilung und der Entwicklungskurve der Drüsenzellen zu schließen ist.

D. Die Intramandibel-Drüse

Beim Anfertigen von histologischen Schnitten der Mandibeldrüse fiel mir auf, daß sowohl bei den Meliponiden als auch bei *Bombus* in den

Mandibeln selbst sich eine Drüse befindet. Da noch nirgends eine Intramandibel-Drüse — so darf man sie wohl nennen — erwähnt oder beschrieben wurde, soll sie hier kurz behandelt werden.

Im allgemeinen haben die Mandibeln an der Wurzel eine recht große Öffnung, durch welche der *Nervus mandibularis* und eine Trachee laufen, die beide bis zum distalen Teile vordringen. Zwischen dieser Trachee und der Mandibelhypodermis liegen die Zellen dieser Drüse (Abb. 9); bei den Meliponiden sind es etwa 50 Zellen in jeder Mandibel. Der Aufbau der Zellen erinnert an die Drüsenzellen des Sterzelorgans der Honigbiene (JACOBS 1925), ferner an einzelne Drüsenzellen auf der Antenne des Seidenspinners (SCHNEIDER u. KAISLING 1957) und an die Zellen der weiter unten beschriebenen Mandibeldrüse von *Vespa* (S. 176).

Die Drüsenzellen liegen locker nebeneinander im ganzen Hohlraum der Kiefer; das Kanälchen, das sich im Zellplasma um den Kern windet,

ist hier noch dünner als in den Zellen der Mandibeldrüse; es zeigt fast im ganzen Verlauf einen schwarzen Sekrethof (bei Fixierung mit OsO_4) (Abb. 10). Im Zellplasma liegen knollenartige Granula und entlang der Zellwand große Vakuolen. Von jeder Drüsenzelle läuft das dünne Sekret-röhrchen durch die dicke Chitinwand der Mandibel und mündet an der Oberfläche derselben (Abb. 10a). An aufgebrochenen Mandibeln konnte der Verlauf dieser Röhrchen von der Zelle bis zur Außenwand verfolgt

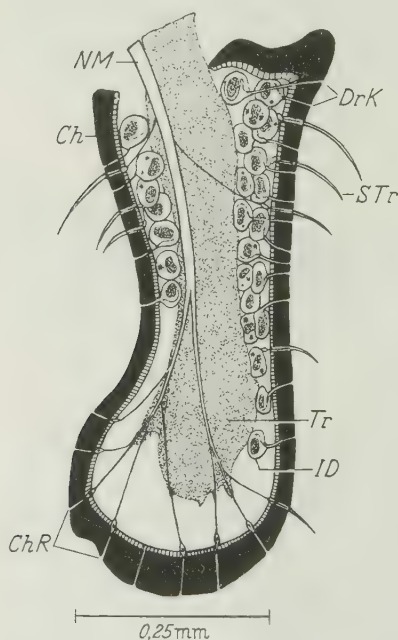


Abb. 9. Längsschnitt durch eine Meliponiden-Mandibel (etwas schematisch). *Ch* Chitinwand; *ChR* Chemo-Rezeptoren; *DrK* Ausführkanälchen der Intramandibel-Drüse; *ID* Zelle der Intramandibel-Drüse; *NM* Nervus mandibularis; *STr* Sensilla trichodea (Tangorezeptoren); *Tr* Trachee

werden. Alle untersuchten Arten der Meliponiden besitzen diese Drüse, *Apis* und *Vespa* nicht.

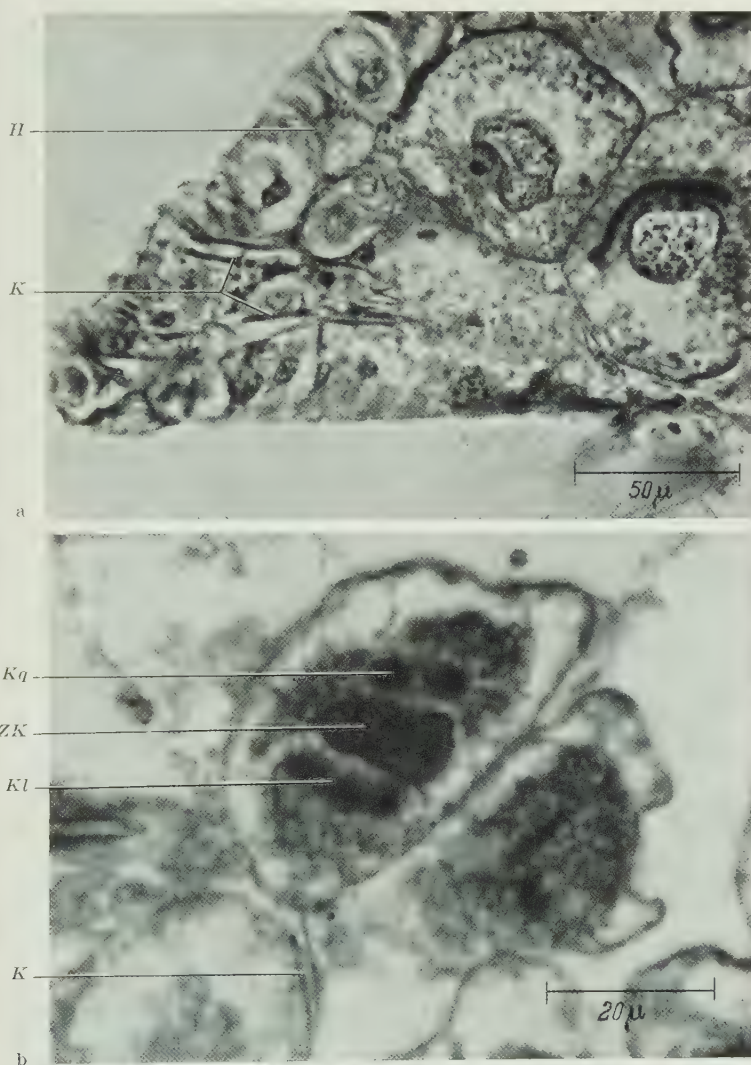


Abb. 10 a u. b. Intramandibel-Drüse; a von *Bombus lapidarius*; b von *Trigona scaptotrigona*
H Hypodermis der Mandibel; *K* Ausführkanälchen der Drüsenzelle; *Kl* Kanälchen längs, mit Sekrethof; *Kq* Kanälchen quer, mit Sekrethof; *ZK* Zellkern

Bezüglich der *Funktion* dieser Drüse kann ich keine Aussage machen. Das ölige Sekret wird auf die äußere Wand der Mandibel geleitet und dürfte hier zur Einfettung der Kiefer verwendet werden. Die Meliponiden

und Hummeln verwenden bekanntlich harzige Stoffe beim Bau ihrer Nester.

E. Die Sinnesorgane der Mandibeln

Während der Untersuchung des Verschlußmechanismus der Mandibeldrüse ist mir aufgefallen, daß sich unmittelbar unter der Mündung der Drüse, am inneren Winkel der Mandibel, ein Feld von „*Sensilla basiconica*“ befindet. Die Vermutung, daß hier ein eigenes Sinnesorgan vorliege, das

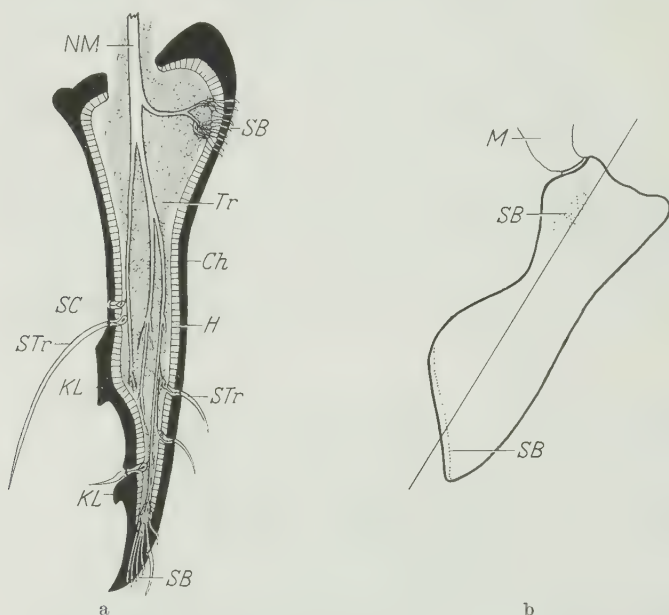


Abb. 11 a u. b. Längsschnitt durch die Mandibel einer Bienen-♀. b Höhe und Richtung in welcher der Schnitt in a gedacht ist. Ch Chitinwand; H Hypodermis; KL Kauleiste; M Mandibeldrüse; NM Nervus mandibularis; SB Sensilla basiconica; SC Sensilla campaniformia; STTr Sensilla trichodea; Tr Trachee

das Austreten des Drüsensekretes zu melden habe, wurde im Verlauf der Studien bestätigt. Es sei daher — zusammen mit anderen Sinnesfeldern auf der Mandibel — kurz beschrieben (Abb. 11 a und b).

Diesen Sinnesorganen hat man bis heute noch keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. SNODGRASS bringt zwar Bilder von den verschiedenen gestalteten Mandibeln von ♀, ♂ und ♀, erwähnt aber keine Sinnesorgane in seinem Buch „Anatomy of the honey bee“ (1956). Im Abschnitt über das Nervensystem der Biene, ist der *Nervus mandibularis* zwar erwähnt, aber seine Verzweigung nicht angegeben.

Das beweist, daß die Erwägungen von McINDOO (1914) über die Sinnesorgane von *Apis* ihn nicht überzeugt haben; McINDOO glaubte nämlich, daß die Bienen mit den Mandibeln riechen. JANET (1910) hat eine kurze Mitteilung über Chemorezeptoren an der Mandibel von *Apis* gemacht; auch er vermutete, in ihnen Geruchsorgane gefunden zu haben. Durch die genaueren Untersuchungen von v. FRISCH (1919/21) sind die Behauptungen dieser beiden Wissenschaftler hinfällig geworden,

da er bei den Bienen eindeutig und ausschließlich die *Fühler* als Sitz des Geruchssinnes nachwies. FOREL hatte schon früher (1876) bei Wespen die Antennen als Träger des Geruchssinnes und die Mundwerkzeuge mit ihrer Umgebung als Sitz des Geschmackssinnes nachgewiesen. MINNICH (1932), der eine Arbeit über „Kontakt-Rezeptoren bei der Biene“ geschrieben hat, will an den Antennen und Vorderbeinen Geschmacksorgane festgestellt haben, ohne jedoch in der Darstellung auf die Anatomie derselben einzugehen; noch an vielen anderen Teilen des Bienenkörpers hat er Chemorezeptoren gefunden, ohne Näheres über die Morphologie zu berichten; die Mandibeln bleiben unerwähnt.

Der sehr robuste *Nervus mandibularis* zieht, vom Unterschlundganglion ausgehend, mit seinem Hauptast in die Mandibeln, nachdem 2 Äste zu den Mandibelmuskeln und einer zur Mandibeldrüse abzweigen (Abb. 12a). Bei den stachellosen Bienen wird ein beträchtlicher Teil der zylindrisch ausgehöhlten Mandibeln von der oben beschriebenen Intra-mandibel-Drüse eingenommen, so daß die Verzweigungen des *Nervus mandibularis* nicht besonders auffallen. In der mehr abgeplatteten Mandibel von *Apis* — ohne diese Drüse — liegt auf der Tracheenblase in der Mandibel ein eng verzweigtes Netz von Nerven, das besonders am distalen Ende in Hunderten von bipolaren Sinneszellen endet. Beim Aufschneiden der Mandibel fällt dieses Nervenetz sofort auf; einige solcher „Nerventapeten“ wurden herauspräpariert und in Methylenblau gefärbt (Abb. 12b).

Auf Grund der anatomischen Beschaffenheit der Sinnesorgane glaube ich diese in 2 Klassen einteilen zu können: in mechanische und chemische. DEMOLL (1917) nimmt zwar für gleichgebaute Sinnesorgane nicht immer dieselbe Wirkungsweise an, und VOGEL (1921) glaubt, verschieden gebauten Sensillen deswegen allein noch keine verschiedene Funktion zuschreiben zu müssen. Hier ist jedoch der Unterschied im Aufbau so groß, daß nicht an zweierlei Funktionen zu zweifeln ist. Zumindest dürfte aus der Morphologie eindeutig hervorgehen, daß es Mechano- und Chemorezeptoren sind. Ob es sich bei den letzten um Geruchs- oder Geschmacksorgane handelt, ist durch das physiologische Experiment (v. FRISCH 1921) im letzten Sinne entschieden und dürfte auch aus der Lage derselben einleuchten.

I. Mechanorezeptoren (Tangorezeptoren)

1. Verteilung. Die Mandibeln sind zweifellos sehr wichtige Werkzeuge für die Biene. Die *Arbeiterin* benutzt sie bei der Bautätigkeit und bei den vielfältigen Reinigungsarbeiten im Stock (weiteres bei ZANDER, Bd. 4). So ist ihre Mandibel auch weitgehender spezialisiert als die der ♀ und ♂ (Abb. 13a u. b). Ihre Tasthaare kann man in 3 Gruppen (nach der Größe) einordnen: Große, 750—300 μ lang; sie stellen den äußeren „Bart“ und das innere „Körbchen“ dar (Abb. 13b). Mittlere, 300—100 μ , die sich seitlich und vorne an der Mandibel befinden. Kleine, 100—30 μ ; sie liegen entlang der Schneidefläche und an der inneren Kauleiste.

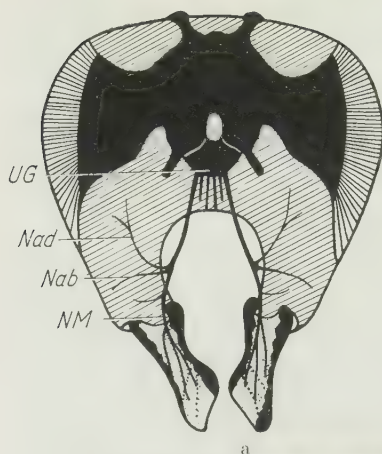
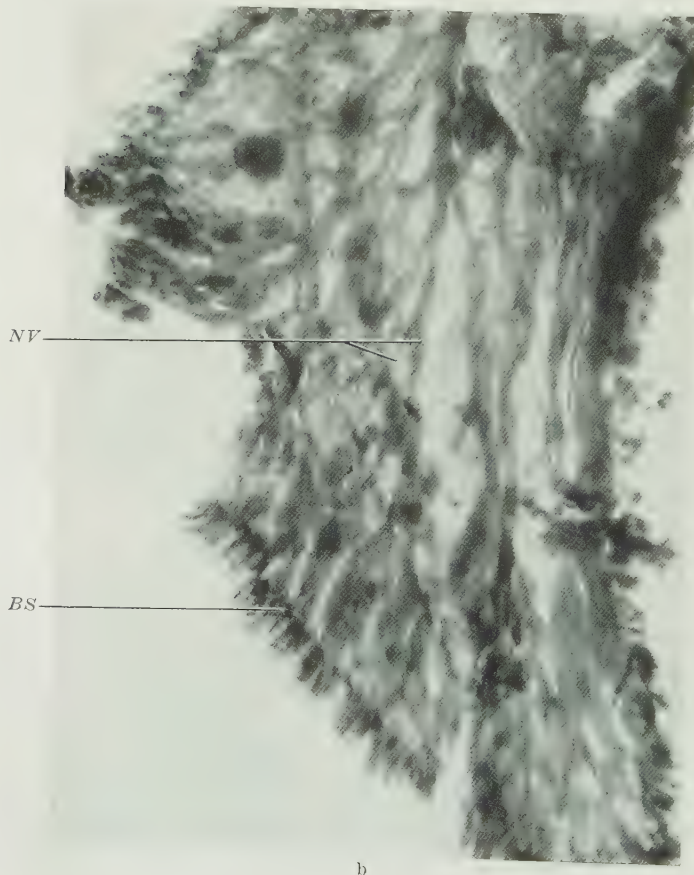


Abb. 12a u. b. Innervierung der *Apis*-Mandibel; a Beide Mandibeln sind aus den Gelenkköpfen gehoben und mit der Fläche etwas nach vorne gedreht; an beiden sind „Fenster“ in die Wand geschnitten, um die Verzweigungen des Nervus mandibularis zu zeigen.

b Teil der Verzweigungen des Nervus mandibularis am distalen Ende der Mandibel (Methylenblau). *BS* Bipolare Sinneszelle; *Nab* Nerv des Musculus abducens mandibulae; *Nad* Nerv des Musculus adducens mandibulae; *NM* Nervus mandibularis; *NV* Nervenverzweigungen; *UG* Unterschlundganglion



Die Königin hat bedeutend kürzere Mandibeln als die Arbeiterin (Abb. 13a), die an der Wurzel sehr breit sind; an der distalen Schneidekante zeigen sie eine typische Zähnelung. Kleine Tasthaare bedecken die ganze Mandibel; seitlich und unten befinden sich besonders lange, die beim Anblick von vorne bartartig wegstehen (Abb. 16). Die hintere Aushöhlung wird ebenfalls von einer Reihe von Tasthaaren umrandet; Kauleisten sind nicht vorhanden.

Die Drohne hat sehr kleine Mandibeln. Da sie nicht für die Bautätigkeit eingesetzt werden, sind sie bei weitem nicht so spezialisiert wie bei der ♀:

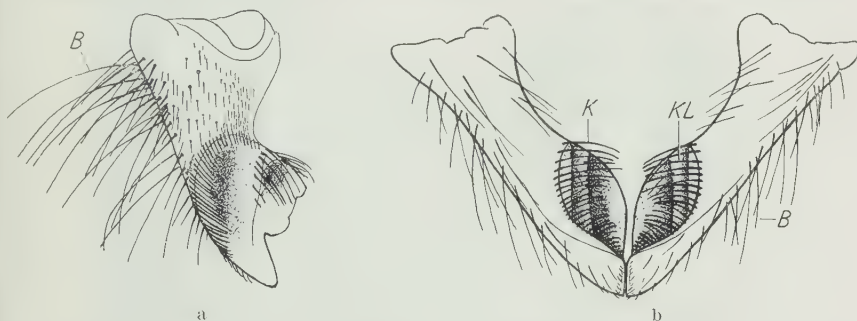


Abb. 13a u. b. Tasthaare an den Mandibeln der Honigbiene (etwas schematisch). a Linke Mandibel der ♀, von hinten gesehen; b Mandibeln einer Arbeiterin in normaler Stellung, von hinten gesehen. Am Rande der Aushöhlung steht eine Reihe von langen Tasthaaren die das „Körbchen“ bilden; im Innern davon die Kauleisten, ebenfalls mit einer Reihe kurzer Tastborsten. B Bart-Borsten; K Körbchen-Borsten; KL Kauleiste

ohne Kauleisten und ohne besondere Schneideflächen; auch die Muskulatur ist sehr schwach. Die Tasthaare sind zum Teil sehr lang und zahlreich, so daß sie die Mandibeln als regelrechter „Bart“ verbergen.

2. Histologischer Aufbau der Tastorgane (Abb. 11 und 14a). Es handelt sich um *Sensilla trichodea*; das Tasthaar sitzt auf einem biegsamen Gelenkring in der Chitinwand der Mandibel. Es gibt solche, die sehr dünn und zart gebaut sind, und andere, die viel robuster sind, z.B. die Tasthaare des Körbchens und der Kauleiste. Alle Tasthaare sind innerviert; der Stift einer bipolaren Sinneszelle ist an der Basis des Haares befestigt und wird durch Abbiegung desselben mit abgebogen, was für die Sinneszelle den adäquaten Reiz darstellt. Neben der eigentlichen Sinneszelle befindet sich noch die Trichogene- und Tormogenezelle, die das Haar bzw. die Gelenkhaut gebildet hat.

II. Chemorezeptoren (Sensilla chemica)

1. Bau der Chemorezeptoren. Im Aufbau sind die Chemorezeptoren deutlich von den Tastorganen zu unterscheiden. Sie sind kegelförmig oder kuppelförmig; ihre Wandung ist äußerst dünn, so daß die hineinragende

Sinneszelle nur mit einer hauchdünnen Chitinwand von der Außenwelt getrennt ist, ähnlich wie die Riechkegel der Antennen (v. FRISCH 1921).

Sensilla basiconica (flachständige Kegel) (Abb. 14b). Es sind dornartige Kegel, die etwa 15μ über die Mandibelwand hinausragen. Die hauchdünnen Wände der Kegel sind distal stark zugespitzt und an der Verankerung in der Mandibelwand kuppelartig

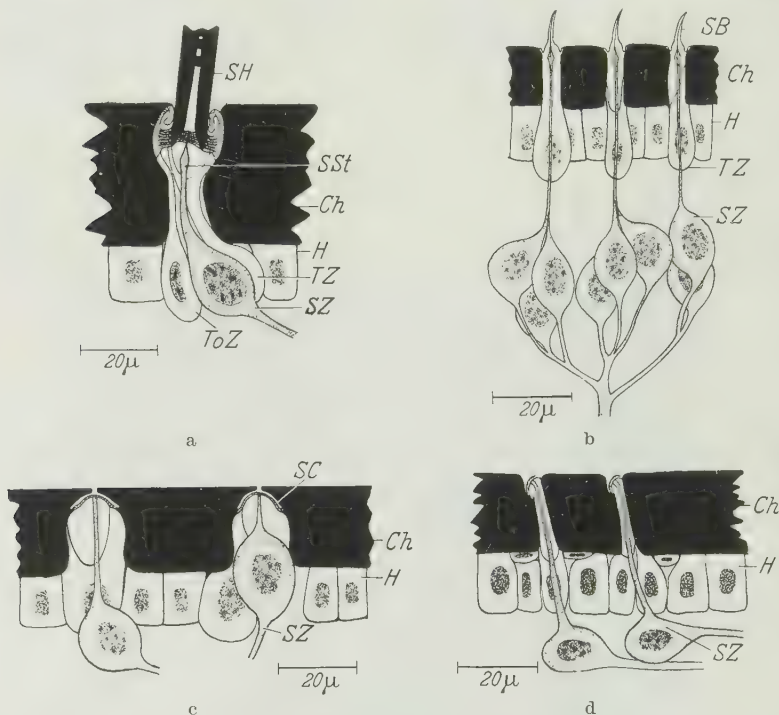


Abb. 14a—d. Sinnesorgane von der Mandibel der *Apis* ♀ (schematisch). a Sensillum trichodeum von der Kauleiste; b *Sensilla basiconica*, unter der Mündung der Mandibeldrüse; c *Sensilla campaniformia*; d *Sensilla campaniformia* obliqua. Ch Chitinwand; H Hypodermis; SB *Sensilla basiconica*; SC *Sensilla campaniformia*; SH Sinneshaar; SSSt Sinnesstift; SZ Sinneszelle; TZ Trichogene Zelle; ToZ Tormogene Zelle

aufgebläht. In jeden Kegel senden 2—3 Sinneszellen ihre Fortsätze und bilden ein Sinnesstiftchen, das sich lanzettförmig verbreitet und dann mit einem sehr dünnen Faden zur Spitze des Kegels vordringt.

Sensilla campaniformia (Abb. 14c) wurden von JANET (1910) schon an der Mandibel von *Apis* entdeckt und als Riechorgan gedeutet. Der Sinnesstift endet hier in einer gallertigen Kuppel, die ganz in der Mandibelwand versenkt ist; nur eine kleine Öffnung nimmt Verbindung mit der Außenwelt der Mandibel auf. Für jedes Sensillum dieser Art ist nur eine Sinneszelle vorhanden, die entweder in der dicken Chitinwand oder

unmittelbar darunter liegt; der Sinnesstift endet bei *Apis* stumpf an der gallertigen Kuppel; bei anderen Arten ist er lanzettartig zugespitzt (Abb. 15). Es wäre denkbar — in Anschluß an MEYER (1954) und STÜRCKOW (1959) —, daß das Rezeptorende bei den Haarsensillen in der Gelenkhaut sich noch in feine Fasern verzweigt; um das festzustellen wären jedoch elektronenoptische Untersuchungen nötig.

Sensilla campaniformia obliqua (Abb. 14d) liegen in kleinen Vertiefungen der Mandibelwand und haben eine breite Öffnung nach außen.

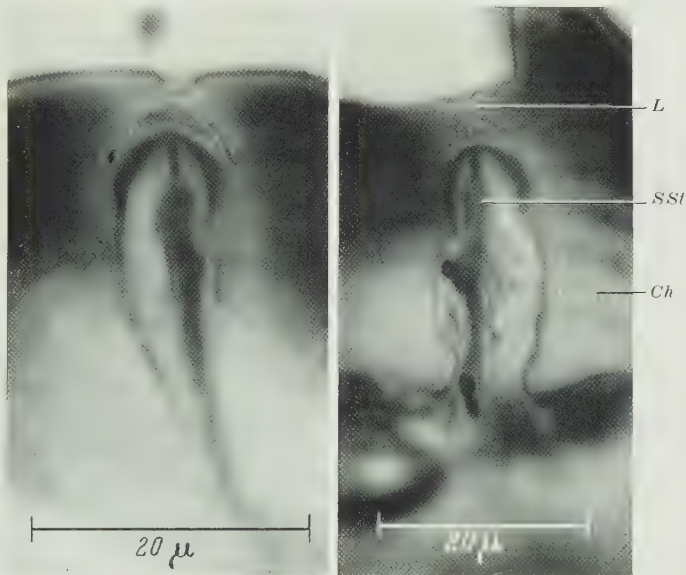


Abb. 15. *Sensilla campaniformia* aus der Mandibel einer solitären Biene (*Halictus*).
Ch Chitinwand; L Loch in der Mandibel; SSt Sinnesstift

Das Stiftchen der Sinneszelle endet auch hier stumpf an einer gallertigen Kuppel, die jedoch schräg zur Mandibel liegt (daher „obliqua“).

Mechanisch sind die zwei letzten Typen von Sinnesorganen nicht reizbar, da sie in Vertiefungen der dicken Mandibelwand liegen, wohl aber chemisch durch gasförmige oder flüssige Substanzen. Außer dem typischen Bau spricht auch noch die eigenartige Verteilung dieser Sinnesorgane auf den Mandibeln dafür, daß es sich um Chemorezeptoren handelt.

2. Lage und Funktion der Chemorezeptoren. Ein Feld von etwa 50 *Sensilla basiconica* befindet sich fast unmittelbar unter der Mündung der Mandibeldrüse, im inneren Winkel der Mandibelwurzel (Abb. 11 a u. b); in der Normallage der Kiefer sind sie zum größten Teil

vom Labrum bedeckt; an allen von mir untersuchten Arten ist es vorhanden, von *Vespa* bis *Apis*. Bei *Apis*-♂♂ ist die Mandibeldrüse verkümmert; erstaunlicher Weise sind auch diese Sinnesorgane bei ihnen weitgehend umgebaut, ein Hinweis dafür, daß das Sinnesorgan mit der Tätigkeit der Mandibeldrüse zusammenhängt. An den Drohnen zeigen die Sensillen einen viel größeren Aufbau: die Wand ist stärker chitiniert, und sie erreichen die beträchtliche Länge von 60μ , während sie bei den Arbeiterinnen nur 15μ erreichen, so daß man sie, der Größe nach, zu den kleinen Tangorezeptoren zählen muß.

An Längs- und Querschnitten der Mandibel sieht man „Batterien“ von Sinneszellen in dieser Gegend, die von einem eigenen Ast des *Nervus mandibularis* versorgt werden (Abb. 11). Das Feld dieser Sensillen wird beim Austreten des Sekretes regelrecht überschwemmt; es liegt daher nahe anzunehmen, daß es besonders auf dieses Sekret anspricht und seinen Ausfluß dem ZNS meldet zur Regulierung des Verschlußmechanismus. Mit elektrophysiologischen Methoden dürfte es nicht schwer sein, von diesem Sinnesfeld Aktionsströme abzuleiten, ähnlich wie HODGSON u. ROEDER (1956) es an Schmeckhaaren von *Phormia* machten, MORITA u. Mitarb. (1957) an *Vanessa* und STÜRCKOW (1959) an *Leptinotarsa*.

Entlang der distalen Schneidefläche der Mandibel liegt ebenfalls eine große Anzahl ähnlicher Sensillen, die etwas länger sind und den Schmeckhaaren anderer Insekten im Bau entsprechen (STÜRCKOW 1959). Die winzigen Stiftchen sind mechanisch kaum reizbar, da in ihrer Nähe noch kleine Tasthaare stehen, die sie an Länge weit überragen. Beim Saugen von Zuckerwasser kann man beobachten, wie die Bienen die ausgestreckte Zunge und die Maxillen zwischen den beiden etwas gespreizten Mandibeln halten; dadurch wird die Schneidefläche mit den parallel zu ihr laufenden Sinneshärcchen von der süßen Flüssigkeit benetzt. Durch die dünne Wand hindurch kann das Sinnesstiftchen gereizt werden und die Geschmackswahrnehmung im ZNS hervorrufen.

Sensilla campaniformia befinden sich, nach Angaben von JANET (1910) in großer Zahl zwischen den Tasthaaren, besonders auf der infero-basalen Gegend der Mandibel; auch zwischen den Tasthaaren der inneren Kauleiste konnte ich sie sehen. JANET sprach sie als Geruchsorgane an; McINDOO (1914) fand allerdings, daß Bienen mit amputierten Mandibeln noch riechen und v. FRISCH (1921) bewies, daß Bienen allein mit den Antennen riechen; es sind also — dem Bau und der Lage nach — Geschmacksgorgane.

Sensilla campaniformia obliqua sind nur in geringer Zahl auffindbar (12—15 auf jeder Mandibel) und zwar am oberen Rand derselben, an jenem Teil also, der vom Labrum in der Mitte berührt wird. Beim Saugen von Flüssigkeit wird dieser Teil der Mandibel ebenfalls benetzt. Sie sind äußerst klein, und ich habe sie nur bei der *Apis*-♀ gefunden.

Was über die Sinnesorgane der Mandibel gesagt wurde, kann man so zusammenfassen: Die Mandibeln der Biene sind hochspezialisierte Werkzeuge, die mit mannigfaltigen Sinnesorganen ausgestattet sind. An der Arbeiterin der Honigbiene fallen verschiedene Arten von Tasthaaren auf, die über die ganze äußere Wand, besonders auf der Innenseite der Kauleisten, zu feinen Hilfsorganen zusammengefügt sind. Außerdem konnte ich drei verschiedene Arten von Chemorezeptoren an diesen Mandibeln finden, von denen ein Feld aus *Sensilla basiconica*, unmittelbar unter der Mündung der Mandibeldrüse, für unser Arbeitsthema besonders interessant war. Allem Anschein nach nimmt es durch chemische Reizung das Sekret der Mandibeldrüse wahr und ermöglicht eine genau dosierte Abgabe desselben.

F. Die Mandibeldrüse der Bienen-Königin (*Apis mellifica* L.)

Die Funktion der Mandibeldrüse von *Trigona scaptotrigona* ist — wenigstens zum Teil — geklärt: Sie spielt eine gewichtige Rolle bei der Alarmierung als Duftorgan; ähnlich bei anderen Arten. Man weiß, daß sie bei der Honigbienen-♀ nicht diese Funktion hat; vielleicht wirkt sie aber bei der Königin in anderer Weise ebenfalls als Duftorgan?

Die Mandibeldrüse der ♀ ist gut entwickelt und sezerniert während des ganzen Lebens der Tiere (KRATKY 1931). Bei den ♂♂ ist sie total verkümmert; am größten ist sie bei der ♀; demnach sollte sie hier eine wichtige, wenn nicht mehrere Funktionen haben. Da weder anatomisch-morphologische Studien über die Mandibeldrüse der ♀ vorliegen, noch über ihre Funktion sichere Anhaltspunkte vorhanden sind, nahm ich mir vor, diese Verhältnisse zu klären.

I. Morphologie der Mandibeldrüse (Abb. 16)

Die Drüse dehnt sich bei der ♀ von der Mandibel aus sackartig in die Kopfkapsel und ist in einem dicken Schlauch des Fettkörpers eingebettet. Im oberen Teil etwas erweitert sitzt sie unten mit einem Stiel an der inneren Seite der Mandibelwurzel. Hier befindet sich der oben beschriebene Verschlußmechanismus.

Der histologische Aufbau der Drüse ist dem von *Trigona scaptotrigona* sehr ähnlich: das einschichtige Drüsenepithel besteht aus etwas

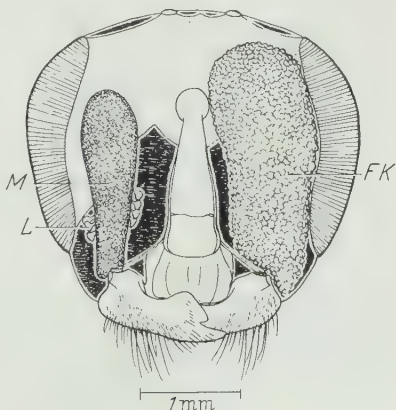


Abb. 16. Kopf einer 6 Tage alten Bienen-Königin mit frontal wegpräparierter Kopfkapsel. FK Fettkörper; L Kopftraube der Labialdrüse; M Mandibeldrüse

länglichen Zellen, die mit der längsten Achse senkrecht zum Drüsenlumen stehen. Unmittelbar auf den Drüsenzellen liegen sehr große Fettkörperzellen, die insgesamt die Drüse wie ein Sack umhüllen. Im Inneren ist die Drüse mit einer dünnen Membrana intima ausgekleidet. In jeder Zelle windet sich ein feines Röhrchen um den runden Kern und führt das Sekret ins Drüsenlumen; das Röhrchen der sezernierenden Zellen weist den typischen dunklen Sekrethof auf.

II. Physiologie der Mandibeldrüse

1. Bisherige Untersuchungen. SCHIEMENZ (1883) vertrat die Meinung, daß die Mandibeldrüse bei *Apis* in Beziehung zur Ernährung stehe; als Begründung dafür erwähnt er die Tatsache, daß sie sowohl an der ♀ wie an den jungen ♂♂ am stärksten entwickelt sei, also zur Zeit der größten Nahrungsaufnahme der Tiere. HESELSHAUS (1922) schließt sich dieser Meinung an, ebenso ZANDER (1951). EVENIUS (1926) geht noch weiter und vermutet in ihr die Erzeugung von Verdauungsfermenten.

Dagegen behaupten ARNHART (zitiert von KRATKY 1931) und SNODGRASS (1925), daß die Drüse vor allem an der Wachsverarbeitung beteiligt sei. Daß dem frisch sezernierten Wachs noch andere Stoffe bei der Verarbeitung hinzugefügt werden, haben bereits JAUBERT u. LINEBURG (1927 bzw. 1924, zitiert bei KRATKY) bewiesen. Zur Bekräftigung ihrer Behauptung, erwähnen ARNHART und SNODGRASS die Lage der Drüse und ihre Mündung an der inneren Seite der Mandibelwurzel; sie waren der Meinung, daß das Sekret durch einfaches Spreizen der Kiefer herausfließt; dann müßte zwangsläufig bei der Verarbeitung von Pollen und Wachs das Sekret abgesondert werden. Das Sekret wird aber, wie oben hervorgehoben wurde, willkürlich abgesondert.

KRATKY (1931) hat durch seine Versuche erwiesen, daß im Sekret der Mandibeldrüse keine Verdauungstoffe, wie Invertase, Diastase oder Protease, vorhanden sind. Daraus schließt er, daß wenigstens bei der ♂ die Tätigkeit der Drüse eine Voraussetzung für die Ausbildung und Funktionserhaltung der Pharynxdrüse sei; zu diesem Schluß kommt er aus folgenden Überlegungen: er hat beobachtet, daß bei Bienen nach 10tägigem Pollenmangel die Drüse extrem rückgebildet wird; ferner, daß diese Rückbildung parallel mit der Rückbildung der Pharynxdrüse läuft und daß eine künstliche Verlängerung der Tätigkeit der Pharynxdrüse auch von einer langsameren Größenabnahme der Mandibeldrüse begleitet ist. Er schließt aus diesen Versuchen, daß die Mandibeldrüse zur Auswertung der Nahrung für den eigenen Körper der Biene notwendig ist. Bei *Apis*-♂♂ sei sie zurückgebildet, weil diese keine Arbeit verrichten, die ein gesteigertes Nahrungsbedürfnis bedingen. Dagegen sei sie bei der ♀ lebenslänglich aktiv zur Gewinnung der Stoffe für die Eiproduktion.

ÖRÖSI PÁL (1957) schließt aus seinen Untersuchungen, daß das Mandibeldrüsensekret der Arbeiterin erstens als Wachs-Solvens diene, zweitens bei der Verarbeitung von Propolis und drittens bei der Nektar-Reifung verwendet würde, weil er es im Honigmagen der Biene fand.

BUTENANDT u. REMBOLD (1957) fanden in der „royal jelly“ die 10-Hydroxy- Δ^2 -decensäure, der die ausschlaggebende Wirkung in der Entwicklung der Bienenlarve zur ♀ zugeschrieben wird. CALLOW u. Mitarb. (1959) fanden in der Mandibeldrüse der ♀ dieselbe Substanz. Es ist daher anzunehmen, daß dem gewöhnlichen Futtersaft, der bekanntlich aus der Pharynxdrüse stammt, diese Substanz aus der Mandibeldrüse hinzugefügt wird.

BUTLER u. SIMPSON (1954) glauben, in der Mandibeldrüse der ♀ die Produktionsstätte der „queen substance“ gefunden zu haben. Bekanntlich soll diese Substanz die Entwicklung der Ovarien bei ♂♂ hemmen, sowie das Ansetzen von Weiselzellen verhindern. BUTLER stellte nun die Theorie auf, daß die ♂♂ die „queen substance“ durch Belegen der ♀ gewinnen und durch gegenseitiges Füttern unter sich weitergeben. (Weitere Einzelheiten bei BUTLER 1954, CARLISLE u. BUTLER 1956, MÜSSBICHLER 1952, BUTLER 1959).

Um den Produktionsort der Königin-Substanz zu finden, fesselte BUTLER eine ♀ so, daß die Bienen von 3 verschiedenen Völkchen jeweils nur Zugang zum Kopf bzw. Thorax oder Abdomen dieser ♀ hatten; er stellte mit dieser Versuchsanordnung fest, daß alle 3 Hauptteile der ♀ die hemmende Substanz abgeben, das Abdomen jedoch in einem stärkeren Maße.

SNODGRASS (1956) glaubt, daß es sich bei diesem sonderbaren Stoff um ein Exsudat der Hautdrüsen handelt; SIMPSON erwähnt als erster (1956) und BUTLER unterstützt ihn dabei, daß die „queen substance“ in der Mandibeldrüse erzeugt wird. Sie konnten später auch durch Experimente nachweisen (1958/59), daß in Versuchsvölkchen keine Weiselzellen angelegt werden, wenn Extrakt von der Mandibeldrüse geboten wird; Stücke vom Hirn, Ovarien oder Hämolymphe von ♀♀ haben dagegen nicht dieselbe hemmende Wirkung. Diese letzten Versuche stehen allerdings in Widerspruch mit dem oben angeführten Versuch, wo bei gefesselten ♀♀ sowohl der Kopf wie auch der Thorax und das Abdomen den Stoff trugen.

VERHEIJEN-VOOGD (1959) hat die Versuche von BUTLER wiederholt und diskutiert; sie bestreitet die Theorie von BUTLER und vertritt die Meinung, daß weiselrichtiges Verhalten dadurch entsteht, daß eine ♀ oder viele Ersatz-♀♀ (= Bienen die mit der ♀ in Kontakt gekommen waren) im Stock wahrgenommen werden, aber nicht auf stoffwechselphysiologischem Weg, sondern auf dem Umweg über die Sinnesorgane an den Antennen und Mundwerkzeugen. Also nicht die Substanz im Darm, sondern schon die bloße Wahrnehmung derselben leitet den Hemmungsmechanismus ein. Die Forscherin hat nämlich festgestellt (1956), daß ♀♀-Extrakt, das dem Futter zugefügt wurde, bei weitem nicht so wirksam war, wie wenn es auf toten ♀♀ oder Objekten ähnlicher Form und Größe geboten wurde. BUTLER (1959) nimmt Stellung zu diesem Einwand und behauptet, daß die Bienen im letzten Falle länger und eingehender die ♀♀ oder mit dem Königin-Extrakt versehene Objekte mit den Fühlern und Mundwerkzeugen untersuchen, als sie das mit dem Futter tun, und dadurch größere Mengen von „queen substance“ aufnehmen; daß die Königinnen-Atrappen also nur scheinbar stärker wirken als der Stoff in der Nahrung. Er bezweifelt aber, daß durch die sinnliche Wahrnehmung allein die Gegenwart oder Abwesenheit der ♀ in einem großen Volk so rasch weitergegeben werden kann. KARLSON (1960) dagegen glaubt auch, daß der Stoff über Chemorezeptoren und das Nervensystem wirkt. Das Hirn kontrolliert direkt das Verhalten der Bienen und indirekt die Entwicklung der Ovarien.

Aus den hier angeführten Meinungsverschiedenheiten sieht man, daß bei weitem noch keine Klarheit über die Funktion der Mandibeldrüse der Bienen-♀ vorliegt, insbesondere ob in ihr die Königin-Substanz erzeugt wird.

2. Eigene Untersuchungen an *Apis*-Königinnen. Um zunächst die Entwicklung der Drüse genau kennen zu lernen, wurden ♀♀ von allen Altersstufen fixiert, histologische Schnitte angefertigt und Volumenmessungen der Drüsenzellen durchgeführt; dabei bekam ich auch einen

Einblick in die verschiedenen Sekretionsstadien. Abb. 17 gibt einen Überblick über die Volumengröße — und damit die Aktivität — der Drüsenzellen von verschiedenen alten Tieren. Genau so wie die Zellen nimmt der Zellkern beim Eintreten der Sekretionstätigkeit auch an Größe zu.

Bei schlüpfenden Tieren sind die Drüsenzellen am kleinsten; die Drüse ist noch inaktiv, ganz zusammengeschrumpft und ohne Sekret im Lumen. In den ersten Tagen nehmen die Zellen und mit ihr die Drüse rasch an Größe zu; nach $2\frac{1}{2}$ Tagen befindet sich im untersten Teil des Reservoirs schon etwas Sekret; bei $4\frac{1}{2}$ Tagen ist der ganze Drüsen-schlauch mit Sekret gefüllt, und so sieht man ihn fortan bei allen ♀♀.

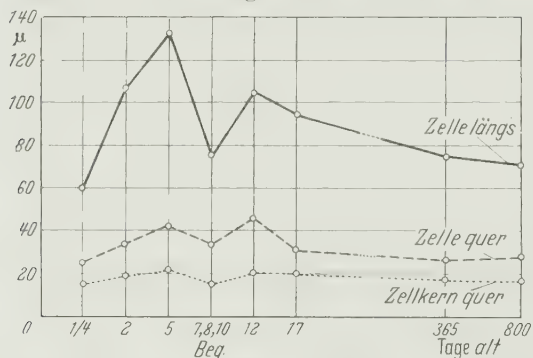


Abb. 17. Größe der Mandibeldrüsenzellen von *Apis* ♀♀ in verschiedenen Altersstufen. Ordinate = Größe der Zellen in μ ; Abszisse Alter der Tiere. Man beachte die Doppelzacke zur Begattungszeit (Beg.)

Die Entwicklungskurve ist also anders als bei den Arbeiterinnen der untersuchten Meliponiden, wo schon vor dem Schlüpfen der Tiere Sekret im Drüsenlumen vorhanden ist und die Zellen beim Schlüpfen am größten sind (Abb. 4).

VERHELJEN - VOOGD (1959) berichtet, daß schon junggeschlüpfte ♀♀ die Ovarien der ♂♂ hemmen; nach meinen

Untersuchungen haben junggeschlüpfte ♀♀ noch keine funktionsfähige Mandibeldrüse. Dies gibt den ersten Hinweis, daß sie nicht die Erzeugerin der „queen substance“ ist. Da sich in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen so große Änderungen an der Drüse bemerken lassen, war anzunehmen, daß sie gerade im Jugendstadium eine wichtige Funktion hat. RUTTNER (1957) hat beobachtet, daß gewöhnlich am 3. Tag der Beginn der Sexualreife der ♀ eintritt. Er schließt das aus dem typischen Verhalten der ♂♂ gegenüber der ♀. Die Stockbienen beachten nun die junge ♀ viel mehr als zuvor, untersuchen sie ständig, treiben sie zum Flugloch, damit sie Orientierungsflüge oder den Hochzeitsflug unternehme. Das deckt sich genau mit dem von mir beobachteten Beginn der Sezernierung der Mandibeldrüse (Abb. 17). Folgende Versuche sollen weitere Aufklärung bringen.

1. Versuch. Wie wirkt sich der Ausfall der Begattung auf die Entwicklung der Mandibeldrüse aus?

Die Begattung findet bekanntlich — unter normalen Bedingungen (RUTTNER 1957) — zwischen dem 5. und 10. Lebenstag statt. Bei meinem

Versuch wurde eine ♀ bis über die normale Zeit hinaus *gefangen* gehalten. Am 5. 8. 58 geschlüpft wurde sie am nächsten Tag in ein kleines Versuchsvolk mit einigen Hundert Bienen gesetzt und das Flugloch mit einem Königinnen-Absperrgitter versehen, das den Arbeiterinnen freien Ein- und Ausgang ermöglicht, ♀ und ♂♂ aber nicht durchläßt; das verblieb so während 23 Tagen. Inzwischen waren mehrere ♀♀ in den Nachbarvölkchen begattet worden. Am 28. 8. 58 wurde die ♀ getötet und präpariert. Sie erschien in jeder Hinsicht normal mit gut entwickelten Eierstöcken, jedoch ohne reife Eier in den Eikanälen; sie hatte keine Spermien in der Samenblase, ein Zeichen daß sie nicht begattet war. Die Kopfdrüsen waren von normaler Größe, nur die *Mandibeldrüse war stark zusammengeschumpft*. Während bei normalen ♀♀ in diesem Alter die Drüse mitsamt dem Fettkörper etwa 2500μ in der Höhe und 1130μ in der Breite hat, maß sie bei dieser, die durch Zwang unbegattet blieb, nur 1800μ in der Höhe und 1010μ in der Breite. Im Inneren der Drüse war kein Sekret zu sehen. Histologische Schnitte zeigten jedoch, daß die Drüsenzellen dieselben Maße hatten wie bei normalen ♀♀ dieses Alters (95μ längs und 31μ quer); die Zellkerne allerdings waren bedeutend kleiner geworden ($14,8\mu$ Durchmesser, gegenüber 20μ normal), was ein sicheres Zeichen für die Einstellung der Sezerniertätigkeit bedeutet. In den Ausführkanälchen der Zellen war kein Sekret. — Ein zweiter derartiger Versuch hatte dasselbe Ergebnis.

Es sei noch bemerkt, daß während der Gefangenschaft der ♀♀ in den Kästchen weder Weiselnapfchen angesetzt wurden, noch Afterweiseln auftraten, ein Zeichen daß sie von den Stockbienen noch als Königinnen anerkannt wurden.

Durch das andauernde Absperren und Ausbleiben des Hochzeitsfluges scheint also die Drüse außer Tätigkeit getreten zu sein (obwohl immer noch funktionsfähig!). Was sich während dieser Gefangenschaft im Stock abspielte, wurde nicht näher beobachtet. HAMANN (1956) berichtet, daß die ♀ während ihres Jugendstadiums, also vom 2. Lebenstag bis zur Begattung, aggressiven Handlungen der alten Stockbienen ausgesetzt ist. Besonders in den Mittagsstunden wird sie von ihnen umhergezerrt, umklammert, ähnlich wie beim „Einballen“ einer fremden ♀, was zu langen Verfolgungsjagden führen kann. So wird die ♀ nicht nur hormonal zum Hochzeitsflug angetrieben, sondern auch durch das Verhalten der Stockbienen, die sie sozusagen zum Ausfliegen zwingen. RUTNER behauptet, daß sie ihr sogar dazu ein besonderes Futter verabreichen.

2. Versuch. Entfernung der Mandibeldrüse nach der Begattung.

Der sicherste Weg um Aufschluß über die Funktion einer Drüse zu bekommen, ist die Ausschaltung derselben. Das Versuchstier wurde unter CO_2 Narkose zwischen 2 Platten Schaumgummi festgeklemmt, so

daß nur der Kopf frei war. Unter Kontrolle im Stereomikroskop wurde mit einer Nadel die Kopfkapsel aufgestanzt (zwischen Fühler und Facettenauge) und wie ein Fenster aufgeklappt; unter der erscheinenden Trachee liegt dann, vom Fettkörper umhüllt, die Mandibeldrüse. Mittels feiner Drahthäkchen wurde die Drüse mitsamt dem oberen Teil des Fettkörpers herausgezogen und abgerupft. Nach dem Eingriff wurde das Tier sofort in ein Königinnenkästchen gesetzt, wo es von einigen Bienen gefüttert und gepflegt wurde.

Zu Beginn sind einige Versuche wegen mangelhafter Operationstechnik mißlungen. Da man nur ein kleines Fenster an der Kopfkapsel aufstanzen kann, ist es nicht möglich während der Operation selbst festzustellen, ob die Drüse tatsächlich ganz entfernt wurde. Deshalb wurde nach Beendigung eines jeden Versuches der Kopf des Versuchstieres aufpräpariert und kontrolliert, ob beide Mandibeldrüsen total exstirpiert waren. Eine zweite Schwierigkeit lag darin, daß manchmal die ♀, auf Grund ihrer Verwundung, von den Stockbienen nicht mehr angenommen wurde. Es ist ja bekannt, daß alte behinderte oder auch nur leicht verletzte ♀♀ von den Arbeiterinnen getötet werden. Der Versuch glückte schließlich, als er mit einem Volk gemacht wurde, in dem keine Eier vorhanden waren und das mit dem Verlust der ♀ keine Chancen zum Überleben hatte.

Am 9. 7. 59 wurden einer jungen ♀, die schon Eier gelegt hatte, beide Mandibeldrüsen herauspräpariert und zum Volk zurückgesetzt. Vom 17. 7. bis 28. 7. legte sie wieder Eier. Am 10. 8. gab ich dem Völkchen eine Wabe mit frischen Eiern, um festzustellen, ob die Bienen Weiselzellen anlegen würden; die Brut wurde normal gepflegt, aber keine Weiselzelle angelegt. Die operierte ♀ wurde also noch als Königin anerkannt, auch ohne Mandibeldrüsen. Am 20. 8. 59 Kontrolloperation mit folgendem Ergebnis: Beide Mandibeldrüsen waren sauber und vollkommen entfernt; der Fettkörper wucherte in beiden hinterbliebenen Hohlräumen. Die Ovarien waren etwas zusammengeschrumpft; in der Samenblase waren noch lebende Spermien vorhanden.

Am 16. 7. 59 schlüpfte eine ♀, die sofort einem Versuchsvolk zugeteilt wurde; nach der erfolgten Begattung legte sie bereits Eier. Am 27. 8. wurden ihr beide Mandibeldrüsen entfernt; am 31. 8. legte sie wieder Eier bis zum 24. 9. Am 11. 11. Kontrolloperation mit folgendem Ergebnis: Beide Mandibeldrüsen total entfernt, nur der Verschlußmechanismus ist noch erhalten. Die Ovarien schienen normal groß, aber ohne fertige Eier, die Samenblase war mit Spermien gefüllt.

Aus der Kurve von Abb. 17 ist ersichtlich, daß die Mandibeldrüse beim Hochzeitsflug besonders stark beansprucht wird; aus dem oben geschilderten Versuch 1 kommt hinzu, daß die Drüse einer ♀, die nicht begattet werden kann, ihre Tätigkeit einstellt und wie die Drüse einer jung-

geschlüpften ♀ aussieht. Sie hat also bei der Begattung eine wichtige Funktion. Was würde geschehen, wenn man die Drüse vor der Begattung entfernte?

3. Versuch. Exstirpation der Mandibeldrüse vor der Begattung.

Am 6. 8. 59 wurden einer 3 Tage alten unbegatteten ♀ die Mandibeldrüsen entnommen und wieder zurück zum Versuchsvolk gegeben. In den folgenden Tagen ist das Wetter zum Hochzeitsflug günstig, Drohnen sind auch vorhanden. Am 10. 8. wird eine gleichalte ♀ vom Kästchen nebenan begattet. Am 16. 8. verschwindet die operierte ♀, ohne Eier gelegt zu haben. Offensichtlich hatten ihre Hochzeitsflüge — sofern sie überhaupt solche unternommen hat — keinen Erfolg gehabt (s. unten).

III. Diskussion

Über die Funktion der Mandibeldrüse bei Arbeiterinnen möchte ich keine Aussagen machen, weil ich diesbezüglich keine Versuche unternommen habe. Jedenfalls werden durch das Vorhandensein eines Verschlussmechanismus mit einem eigenen Sinnesorgan zur Kontrolle der Sekretabgabe mehrere frühere Deutungen hinfällig. Sie hat sicher bei der Arbeiterin eine andere Funktion als bei der ♀, weil sie dort viel kleiner ist und sich in einem ganz anderen Rhythmus entwickelt.

Ich weiß auch nicht, was die Drüse bei der *eierlegenden* ♀ zu bedeuten hat; jedoch geht aus den beschriebenen Versuchen hervor, daß sie bei der *Begattung* eine wichtige Rolle spielt: wahrscheinlich dient sie als Duftorgan zur Anlockung von Drohnen. Beobachtungen von RUTTNER (1956/57) beim Paarungsspiel und Hochzeitsflug weisen ebenfalls in diese Richtung. Die ♀ wird nämlich erst nach 1—2 min Flugdauer von den ♂♂ beachtet und verfolgt. RUTTNER ist der Meinung, daß zum Anlocken der ♂♂ Bewegungsreize sehr wichtig sind, daß die endgültige Annäherung aber durch olfaktorische Reize geschieht. Dies wurde auch durch Versuche von BÖTTCHER u. MERTENS (1940, zitiert von RUTTNER) erwiesen, die mit gefesselten ♀♀ experimentierten. Der Hochzeitsflug wird in ruhigem und weit ausholendem Flug begonnen und geht dann meistens in einen engen, raschen Kreisflug über. In diesen Kreisflügen wird vermutlich das Sekret der Mandibeldrüse abgegeben, so daß die ♀ sich in einer regelrechten Duftwolke befindet; dementsprechend fand ich nach dem Hochzeitsflug in der Mandibeldrüse stets kleine und erschöpfte Zellen. Es soll in weiteren biologischen Versuchen noch nachgeprüft werden, ob die ♂♂ besonders stark auf das für uns geruchlose Sekret der Mandibeldrüse ansprechen.

Daß ♀♀ mit herauspräparierten Mandibeldrüsen noch als Königinnen anerkannt werden und ein weiselrichtiges Verhalten der Stockbienen auslösen, steht zunächst noch im Widerspruch mit der Theorie BUTLERS,

daß in dieser Drüse die „queen substance“ erzeugt werde, doch wir hoffen sehr, daß weitere Untersuchungen diese Frage klären werden.

Zusammenfassend: Die Mandibeldrüse der *Apis*-♀ ist sehr gut entwickelt und bleibt lebenslänglich in Funktion. Ohne in den ersten Tagen Sekret zu sezernieren, wächst sie sehr schnell heran, um beim Hochzeitsflug ihre stärkste Entwicklung und Aktivität zu erreichen. Volumenmessungen an den Drüsenzellen und ihren Kernen in verschiedenem Alter, Deutung histologischer Schnitte unbegatteter ♀♀, sowie biologische Experimente lassen annehmen, daß die Drüse — vermutlich als Duftdrüse — bei der Begattung eine wichtige Rolle spielt. ♀♀ denen die Drüsen entnommen wurden, legten noch Eier und wurden weiterhin als Königinnen im Stock anerkannt.

G. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an der Mandibeldrüse anderer Apiden

Aus den Arbeiten von HAAS (1946) ging hervor, daß Hummel-♂♂ und solitäre Bienen-♂♂ das Sekret der Mandibeldrüse als Lockstoff für die Duftbahnen verwenden. Bei den Versuchen von LINDAUER u. KERR (1958) stellte sich heraus, daß bei einigen Arten von Meliponiden die Arbeiterinnen das Sekret bei der Alarmierung verwenden. Bei *Apis* tritt es als Duftstoff bei der ♀ auf, während es bei der ♂ offensichtlich eine andere Funktion hat; bei *Apis*-♂♂ ist die Drüse vollkommen verkümmert.

Daraus geht hervor, daß ein Funktionswechsel dieser Drüse, von Familie zu Familie, unter den verschiedenen Geschlechtern stattgefunden hat. Das Sekret wird einmal bei der ♀, dann bei den ♂♂ und schließlich bei den ♂♂ als Lockstoff verwendet. Mit der Funktion wechselt auch die morphologische Ausbildung der Drüse innerhalb derselben Familie, derselben Gattung und auch derselben Art.

Das wirft nun das Problem auf, wie sich phylogenetisch Morphologie und Funktion der Drüse von einer Familie zur anderen und von Gattung zu Gattung geändert haben. Im Rahmen dieser vorliegenden Arbeit konnte ich keine erschöpfenden Untersuchungen diesbezüglich machen: aber ich habe einige Arten von Meliponiden — aus dem Verwandtschaftskreis von *Trigona scaptotrigona* —, einige Arten von Hummeln und einige Arten von solitären Bienen untersucht, wobei uns immerhin wertvolle Hinweise über die stammesgeschichtliche Entwicklung der Mandibeldrüse gegeben wurden. In Zukunft sollen die Untersuchungen auf diesem Gebiet noch weitergeführt werden, und ich hoffe, später noch eingehendere phylogenetische Schlüsse daraus ziehen zu können.

I. Meliponiden

Trigona ruficrus LEP. ♂. Bei den Versuchen von LINDAUER und KERR (1958) in Brasilien, erwies sich diese Art sehr erfolgreich im Führen der

Stockbienen zum Futterplatz, indem sie ebenfalls Mandibeldrüsensekret für Duftbahnen verwendet.

Im allgemeinen ähnelt die innere Anatomie des Kopfes sehr der von *Apis* (Abb. 18). Die *Pharynxdrüse* besteht, ebenfalls wie bei *Apis*, aus einem Schlauch, an dem in der ganzen Länge Acini mit Drüsenzellen hängen. Der Drüsenstrang ist aber nicht so lang und nicht so gewunden

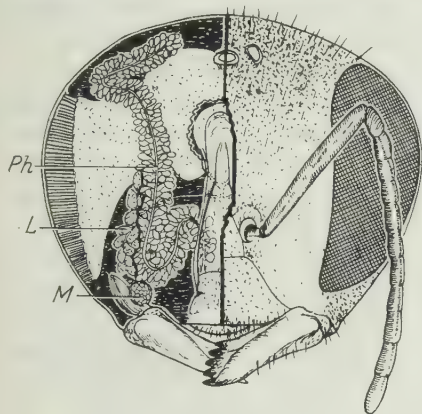


Abb. 18

Abb. 18. *Trigona ruficrus*. Frontalansicht des Kopfes mit der Lage der Kopfdrüsen.
M Mandibeldrüse; Ph Pharynxdrüse; L Labialdrüse

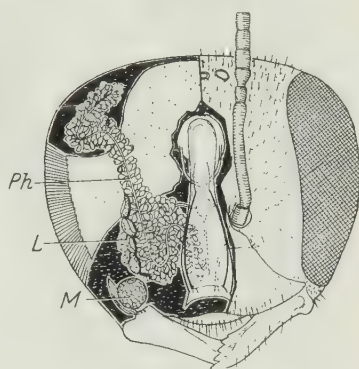


Abb. 19

Abb. 19. *Trigona hyalinata*

wie bei *Apis*. Er steigt in lockeren Windungen hinauf über die Seitenlappen des Hirns bis nahezu auf den Kopfscheitel.

Die Kopftraube der *Labialdrüse* liegt in der unteren Hälfte des Kopfes zwischen dem Schlappen des Hirns und der Pharynxdrüse.

Die *Mandibeldrüse* ist bei dieser Art sehr klein. Sie besteht aus einem etwa ovalen Gebilde — die eigentliche Drüse — das auf dem schlauchförmigen Reservoir sitzt; dieses ist nach hinten etwas zugespitzt und ragt zwischen den *Musculus adductor* und *M. abductor mandibulae*; vorne ist es stielförmig verlängert und führt an die innere Wurzel der Mandibel. Das Verschlußplättchen ist etwas kleiner als bei *Trigona scaptotrigona*. Das eigentliche Drüsenepithel — etwa 130 Zellen — ist mit einer Membrana intima an der Innenseite ausgekleidet und von außen mit der Membrana propria umgeben. Bei dieser Art wurde keine Schreckreaktion beobachtet, auch nicht, wenn man den Bienen Sekret in stärkerer Konzentration anbot (LINDAUER u. KERR 1958). Beachtenswert ist die Rinne an der Mandibel, die das Sekret bis an die Spitze derselben leitet (s. unten).

Trigona hyalinata LEP. ♀ (Abb. 19). Diese Art steht *Trigona ruficrus* sehr nahe und gleicht ihr besonders in der inneren Anatomie des Kopfes.

Die Mandibeldrüse ist etwas stärker entwickelt und sitzt wie ein Pilzkopf auf dem länglichen Reservoir.

Melipona scutellaris LATREILLE ♀ (Abb. 20). Von allen untersuchten stachellosen Bienen ist das die größte, nur ein wenig kleiner als *Apis mellifica*. Auffallend an ihr ist die braunsilbrige Behaarung am Thorax und die weißen Streifen auf dem Abdomen zwischen den Tergiten. Der Kopf ist sehr in die Breite gezogen mit langen und kräftigen Kiefern. Im Alarmierungsvermögen nimmt diese Art eine mittlere Stellung ein (s. unten).

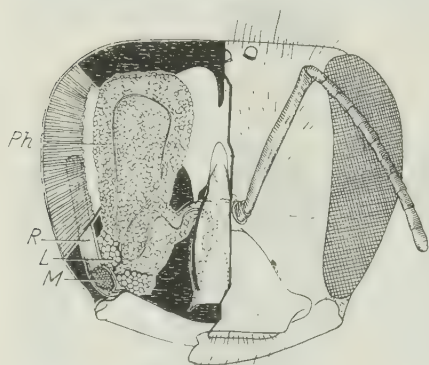


Abb. 20. *Melipona scutellaris*

Die Pharynxdrüse ist sehr in die Breite gezogen und dehnt sich lappenartig von der unteren Grenze des Auges bis hinauf über das Hirn. Ein Hauptkanal

durchzieht die ganze Drüse und mündet am Schlundplättchen. An der unteren Seite dieser Drüse liegen 2 Trauben der Labialdrüse. Die Mandibeldrüse ist bei dieser Art relativ am kleinsten von allen;

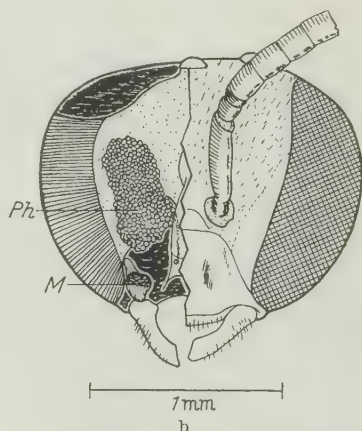
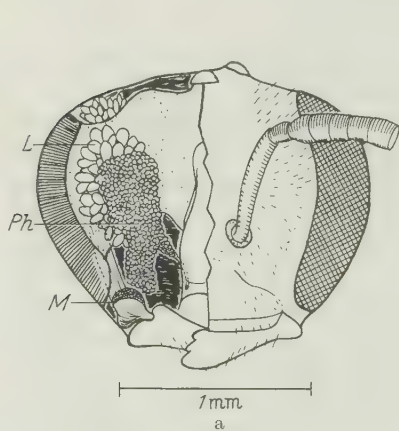


Abb. 21. a u. b. *Trigona droryana*. a ♀; b ♂

das Reservoir läuft nach hinten oben zwischen den Mandibelmuskeln in die Kopfkapsel. Das Sekret wird nicht als Lockstoff bei der Alarmierung verwendet.

Trigona droryana FRIESE. Die Tiere sind schwarz, etwa so groß wie die Stubenfliege. Kopfdrüsen der ♀ (Abb. 21 a): Die Pharynxdrüse ist

lappenartig über den seitlichen Teil des Hirns ausgebreitet. Daneben liegt eine große Traube der *Labialdrüse* mit besonders großen Acini; eine zweite Traube liegt im hinteren Teil der Kopfkapsel. Die kleine *Mandibeldrüse* sitzt wie ein Pilzkopf auf dem Reservoir, das zwischen den Mandibelmuskeln, weit in die Kopfkapsel ragt.

Kopfdrüsen des ♂ (Abb. 21 b). Die 3 Kopfdrüsen sind bedeutend kleiner als bei der ♀, die Mandibeln mit ihrer Muskulatur viel schwächer. Über die Funktion der Drüse bei dieser Art ist nichts bekannt.

Trigona jaty D. T. Von den untersuchten Meliponiden-Arten ist das die kleinste; die Tiere sind etwa 5 mm lang und sehr schlank. Kopf und

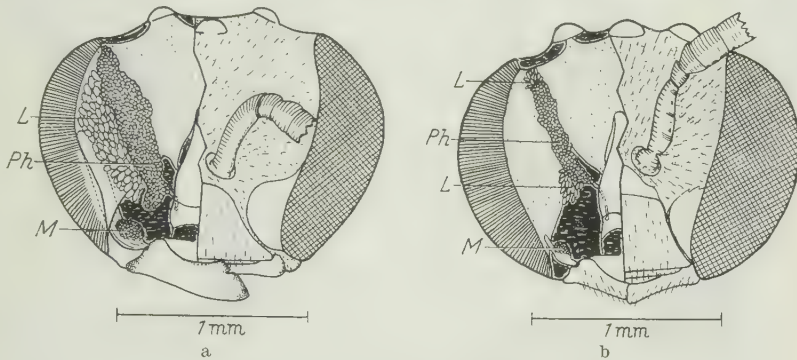


Abb. 22a u. b. *Trigona jaty*. a ♀; b ♂

Thorax sind schwarz, das Abdomen trägt dorsal einige dunkle Streifen; sonst sind die Tiere auffallend gelb.

Kopfdrüsen der ♀ (Abb. 22a). Die *Pharynxdrüse* erstreckt sich bis zum oberen Rand des Hirns; daneben liegt eine große Traube der *Labialdrüse*. Die kleine *Mandibeldrüse* sitzt auf dem langen Reservoir, das auch hier weit in die Kopfkapsel ragt.

Kopfdrüsen des ♂ (Abb. 22b). Die Lage der Drüsen ist wie bei der ♀, aber die Drüsen selbst sind kleiner. Auch die Kiefer mit ihrer Muskulatur sind bedeutend schwächer.

Vergleich zwischen den untersuchten Meliponiden. Wenn man nun morphologische Vergleiche dieser untersuchten Meliponini-Arten anstellt, wird deutlich, erstens daß die Mandibeldrüse der ♂♂ immer kleiner ist als bei den ♀♀ (die ja die Alarmierung durchführen); zweitens daß ein gemeinsames morphologisches Merkmal alle schlecht alarmierenden Arten kennzeichnet. LINDAUER u. KERR (1958) hatten festgestellt, daß *Trigona jaty*, *Trigona droryana* und *Melipona scutellaris* am schlechtesten bei der Alarmierung abschneiden gegenüber *Trigona scaptotrigona*, *Trigona ruficrus* und *Trigona hyalinata*. Die erstgenannten Arten haben als gemeinsames morphologisches Merkmal eine kleine Mandibeldrüse mit

einem sehr engen Reservoir, das zwischen der Mandibelmuskulatur tief in die Kopfkapsel hineinragt. — Es sei noch bemerkt, daß gewisse Größenunterschiede an den Kopfdrüsen derselben Art festzustellen sind, die sicher im Zusammenhang mit dem Alter der Tiere stehen.

II. Hummeln

Bombus hortorum L. und *Bombus pratorum* L. ♂ (Abb. 23). Die innere Anatomie des Kopfes dieser beiden Arten ist überraschend ähnlich; nur an der Färbung der Tiere gibt es artspezifische Merkmale. Die *Pharynxdrüse* ist ziemlich klein; dafür ist die *Labialdrüse* stark entwickelt. Die

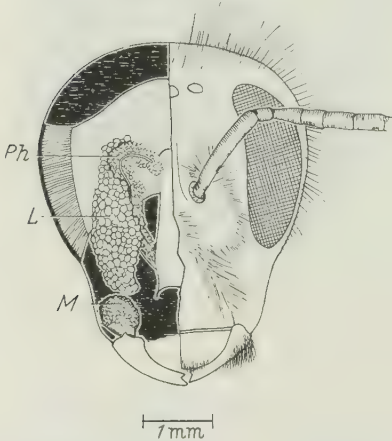


Abb. 23. *Bombus hortorum* und *Bombus pratorum* ♂♂

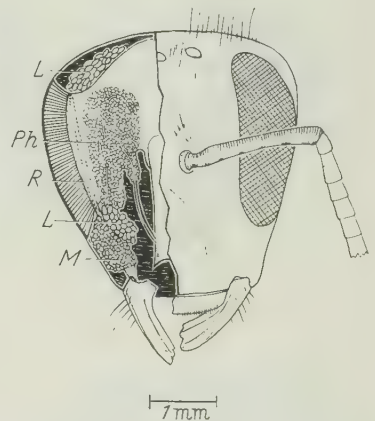


Abb. 24. *Bombus agrorum* ♀

Mandibeldrüse sitzt wie eine runde Kappe auf dem kleinen Reservoir.

Bombus agrorum FBR. ♀ (Abb. 24). Die *Pharynxdrüse* liegt auf dem Seitenlappen des Hirns, die *Labialdrüse* mit einer Traube über dem Hirn und mit der anderen darunter. Die *Mandibeldrüse* ist verhältnismäßig groß mit einem Reservoir, das sich bis in den oberen Teil der Kopfkapsel erstreckt, zwischen der Mandibelmuskulatur. Die Mandibeln sind stark gekerbt mit 3 Rinnen, an denen weißlich schimmernde Haare stehen. — *Bombus lapidarius* ist in der Kopfanatomie dieser Art sehr ähnlich.

III. Solitäre Bienen

Prosopis euryscapus FÖRST. ♂ (Maskenbiene, Abb. 25). Es ist weder Pharynx-, noch Labialdrüse vorhanden; dafür ist die *Mandibeldrüse* sehr stark entwickelt. Die weiße „Maske“, die der Biene den Namen gibt, entsteht dadurch, daß unter der hyalinen Chitinwand eine große Trachee liegt, die das Licht reflektiert und so den weißen Schimmer erzeugt.

Diese Trachee liegt auf der Mandibeldrüse, so daß die „Maske“ fast genau der Form der Drüse entspricht. Das Drüsenepithel ist sehr dünn und die Drüsenzellen sind locker über den ganzen Schlauch verteilt. Ein kleiner Anhang der Drüse (Reservoir) ragt bis hinter den Augenlappen des Hirns.

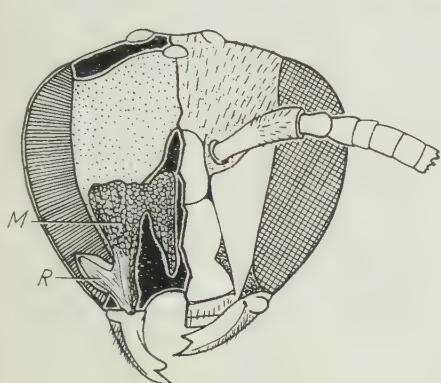


Abb. 25. *Prosopis* ♂

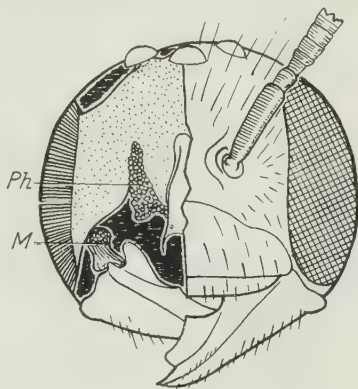


Abb. 26. *Osmia*

Osmia caerulea L. ♀ (Abbildung 26). *Osmia* besitzt eine sehr kleine *Pharynxdrüse*, eine nur schwach angedeutete *Labialdrüse* und eine sehr kleine *Mandibeldrüse*. Die Kopfkapsel wird fast ganz von der mächtigen Muskulatur eingenommen, die die enormen, mit Spitzen versehenen Kiefer versorgt.

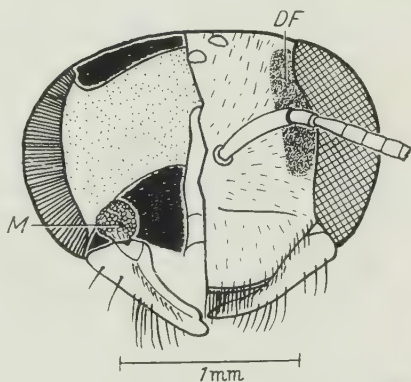


Abb. 27. *Andrena* ♀; M Mandibeldrüse; DF Drüsenfeld

Andrena ventralis IMH. ♀ (Abbildung 27). Labialdrüse ist keine vorhanden; die *Pharynxdrüse* ist sehr rudimentär am Schlundplättchen angedeutet. Die *Mandibeldrüse* ist kugelförmig und sitzt auf einem kleinen Reservoir. Unmittelbar unter der Mündung der Drüse setzt eine Kerbe an, die bis zur Mandibelspitze läuft und das Sekret dorthin leitet. Zwischen Antennen und Facettenauge befindet sich jederseits ein auffallendes Feld von feinsten Härchen, die ungefähr 150μ lang sind; auf der Innenseite der Kopfkapsel liegt an dieser Stelle ein hohes Epithel aus Pallisadenzellen. Das Bild erinnert sofort an Schnitte durch tätige Wachdrüsen von Apiden. HESELHAUS (1922) ist dieses Feld schon aufgefallen, das nach

seinem Bericht nur bei *Andrena* ♀♀ vorkommt. Er schreibt dem Gebilde Duftdrüsenfunktion zu und nennt es „Samtstreifendrüse“.

IV. *Vespa germanica* FBR. ♀ und ♂ (Abb. 28a)

Wespen (Familie Vespidae) stehen auf einer niedrigeren Stufe des sozialen Lebens als *Apis*, *Melipona* und *Bombus*. Das tritt besonders

deutlich in der Brutpflege hervor. Wespen füttern ihre Larven überwiegend mit toten Tieren; dementsprechend ist der ganze Kopf dieser Tiere gebaut. Es fallen sofort die großen gezähnten Kiefer als Hauptwerkzeuge auf. Dort wo *Apis* und *Melipona* eine stark entwickelte Pharynxdrüse aufweisen, die den Futtersaft erzeugt, haben die Wespen

(♀ sowohl als ♂) nur eine ganz kleine Drüse, deren Ampullendrüsenzellen einzeln an der Hypopharynxplatte münden. Es ist keine Labialdrüse in der Kopfkapsel auffindbar; HESELHAUS (1922) berichtet, daß er bei *Vespa crabro* diese Drüse noch ganz rudimentär finden konnte, zeichnet sie aber nicht in die Abbildung ein. Die Kopfkapsel von *Vespa* wird ganz von der gewaltigen Mandibelmuskulatur beansprucht. Die Mandibeldrüse ist ebenfalls sehr klein, erscheint aber als die größte Kopfdrüse. Sie besteht aus etwa

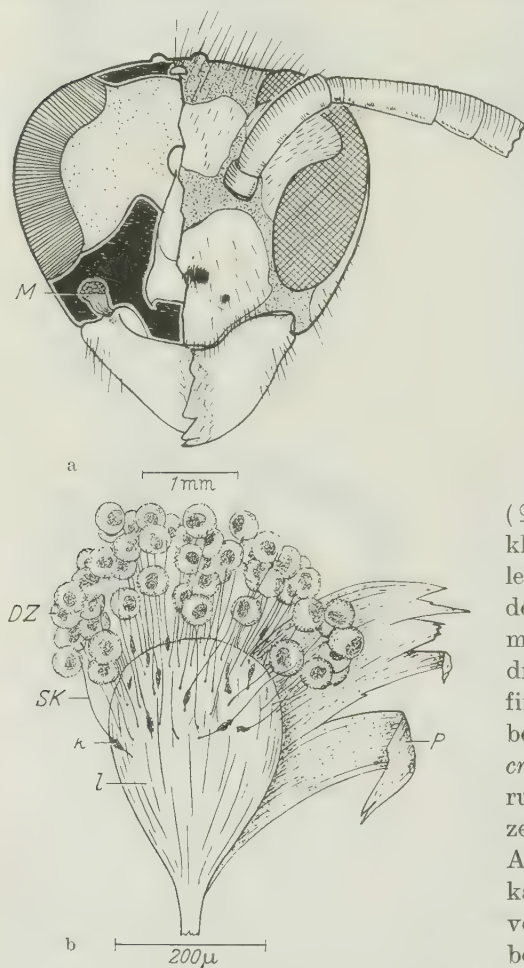


Abb. 28a u. b. *Vespa germanica* ♀ und ♂. a Frontalansicht des Kopfes; b Quetschpräparat einer Mandibeldrüse. DZ Drüsenzellen; l Membrana intima; k Kerne; P Membrana Propria; SK Sekretkanälchen

50 Drüsenzellen, die durch lange Kanälchen im Reservoir verankert sind. Diese Drüsenzellen werden durch eine Membrana propria zu-

sammengehalten und sitzen als runde Kappe auf dem Reservoir. Im Quetschpräparat platzt diese Hülle meistens und die einzelnen Drüsenzellen wandern auseinander, so daß die Sekret Röhrchen sehr deutlich in Erscheinung treten (Abb. 28b).

Diese relativ einfach gebaute Mandibeldrüse wirft ein Licht auf den Aufbau aus einzelnen Bauelementen der oben beschriebenen Mandibeldrüsen, die zu höher entwickelten Arten gehören und etwas komplizierter im Bau erscheinen. Hier sieht man deutlich, daß die Mandibeldrüse aus drei verschiedenen Teilen besteht: Drüsenzellen, Sekret Röhrchen und Reservoir. Auch die „Kernchen“, die bei *Trigona scaptotrigona* erwähnt wurden (S. 144), sind hier deutlich sichtbar; sie liegen zum Teil auf der Membrana intima (Reservoir), an der Mündung der Sekret Röhrchen in das Reservoir und zum Teil an den langen Sekretkanälchen selbst, was ihre Zugehörigkeit zu denselben zu sichern scheint. Über die Funktion der Mandibeldrüse bei *Vespa* ist bisher noch nichts bekannt.

V. Diskussion

Die Mandibeldrüse tritt phylogenetisch wohl am frühesten von allen Kopfdrüsen der Apiden auf und erreicht ihre stärkste Entwicklung bei *Trigona scaptotrigona* und *Apis*-♀. Bei *Vespa* ist ihr Aufbau noch besonders einfach und durchsichtig; für manche solitäre Bienen ist sie noch die einzige Kopfdrüse, ein sicheres Zeichen dafür, daß sie ursprünglich eine eigene Funktion hat, unabhängig von den anderen Kopfdrüsen. Selbst unter den solitären Bienen erreicht sie schon ein außerordentliches Ausmaß bei *Prosopis*; aller Wahrscheinlichkeit nach hat sie schon in diesem Verwandtschaftskreis eine recht differenzierte Funktion. Man darf von mehreren Funktionen reden, die von einer Familie zur anderen wechseln (Abb. 29). Bei den Hummel-♂♂ und solitären Bienen-♂♂ spielt sie eine Rolle in der Paarung; bei *Apis*-♂♂ ist sie dagegen ganz außer Funktion, während die Drüse der ♀ hier von Bedeutung im Paarungsgeschäft ist. Unter den Meliponiden schließlich funktioniert sie bei den ♀♀ als Duftorgan; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß sie auch hier bei der ♀ im Hochzeitsflug eine Rolle spielt. So viel man bis jetzt ausfindig gemacht hat, steht die Drüse also vornehmlich im Dienste der gegenseitigen Verständigung, bei den Geschlechtstieren zur Paarungszeit, bei den Arbeiterinnen im Futtererwerb.

Man hätte erwarten können, daß die Drüse besonders stark an den Tieren entwickelt wäre, die sie bei der Legung von Duftbahnen brauchen, z. B. bei der Kaste der Hummel-♂♂, die stundenlang auf den Duftbahnen fliegen und immer wieder Sekret abgeben; ausgerechnet hier sind die Drüsen recht klein. Bei genauer Überlegung findet man aber, daß dafür eine kleine Drüse schon ausreicht, weil das Sekret jeweils nur in kleinen Mengen gebraucht wird, aber während einer langen Zeitdauer. Dasselbe

gilt von der Drüse bei den solitären Bienen-♂♂; bei *Prosopis* liegt sicher etwas Besonderes vor.

Ganz andere Ansprüche werden dagegen an die Drüse von *Trigona scaptotrigona* gestellt: in wenigen Minuten müssen große Mengen Sekretes

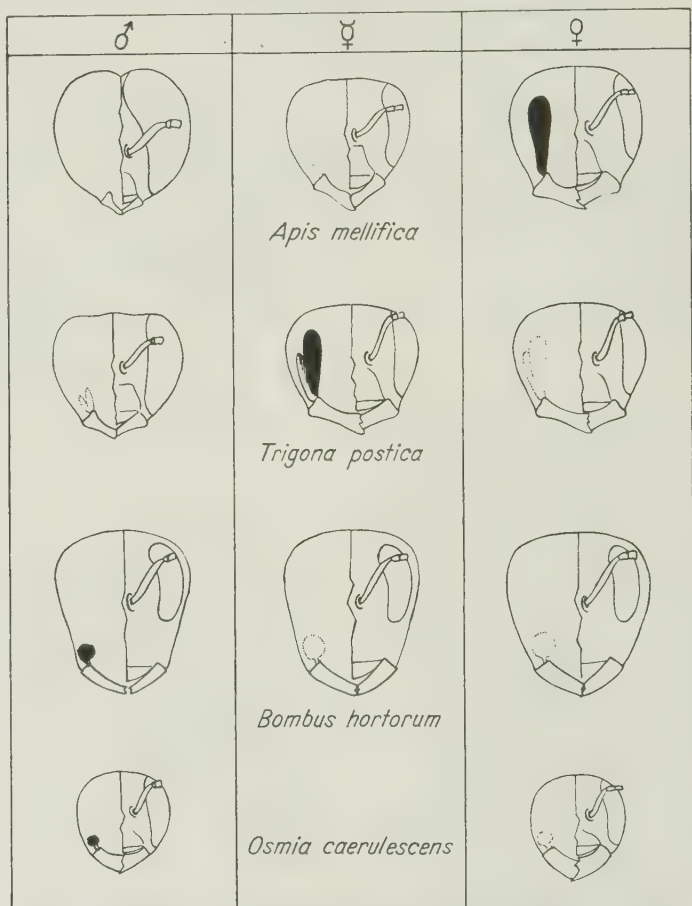


Abb. 29. Überblick über die Größe der Mandibeldrüse bei den verschiedenen Geschlechtern an einigen Familien der Apiden. Von unten nach oben: Solitäre Bienen, Hummeln, stachellose Bienen, Honigbiene. Wo die Mandibeldrüse schwarz eingezeichnet erscheint, ist nachgewiesen, daß das Sekret der Drüse als Duftstoff verwendet wird

vorhanden sein, wenn Duftbahnen auf einer Strecke von mehreren hundert Metern zu legen sind. LINDAUER u. KERR (1958) beobachteten Bienen, die auf dem Gelände für 40 m nicht weniger als 32 Duftmarken gelegt haben. Es ist auch bemerkenswert, daß die untersuchten Meliponiden öfters zum Futterplatz fliegen, bevor sie die Duftmarken zu legen beginnen. Eine einzelne Biene, die in ihrem Verhalten genau

beobachtet wurde, flog beispielsweise 11mal vom Stock zum Futterplatz und wieder zurück; erst dann alarmierte sie die Stockgenossen und markierte das Gelände. Bei der Untersuchung des Sekretionsrhythmus der Drüse (I. Teil dieser Arbeit), habe ich gefunden, daß eine Zeit von etwa 20 min vergeht, bis die Drüse größere Mengen Sekret aus den Zellen absondern kann; das entspricht ungefähr der Zeit, die zwischen Auffinden der Futterquelle und Alarmierung vergeht. Während dieser Zeit ist die Biene schon sichtbar aufgeregt (LINDAUER u. KERR 1958), was für die Drüse ein Anreiz zur Sekretbildung bedeuten kann.

Trigona ruficrus, die auch Duftmarken legt, hat zwar eine kleine Mandibeldrüse im Vergleich zu *Trigona scaptotrigona*; dafür verfügt sie aber über eine besondere Einrichtung, die ihr ermöglicht, das Sekret besonders gut auszunutzen: unter der Mündung der Mandibeldrüse beginnt eine Rinne, die über die ganze Mandibel bis zum distalen Ende läuft und das Sekret an die äußerste Spitze leitet. Andere Arten verfügen über ähnliche Vorrichtungen, aber nirgends findet man sie so ausgeprägt wie hier. Bei dieser Art hat das Sekret in stärkerer Konzentration nicht die abschreckende Wirkung wie bei *Trigona scaptotrigona*; die Morphologie der Drüse zeigt nun auch, daß nie größere Mengen Sekretes auf einmal ausgeschieden werden können. Die außergewöhnliche Größe der Drüse bei *Apis*-♀♀ wiederum ist daraus zu verstehen, daß sie in kurzer Zeit große Mengen Sekret abgeben müssen, nämlich beim Hochzeitsflug, während sie später die Drüse sogar entbehren können (IV. Teil dieser Arbeit).

Zusammenfassung

1. Die Mandibeldrüse von *Trigona scaptotrigona* erzeugt ein Duftsekret, das bei der Alarmierung verwendet wird. Die anatomisch-histologischen Verhältnisse dieser Drüse werden untersucht; sie besteht aus einem einschichtigen Drüsenepithel und ist vom Schlüpfen bis zum Tode der Tiere funktionsfähig. Die Zellen sind vom Typ der Ampullendrüsenzellen, in denen ein gewundenes Röhrchen liegt, das das Sekret in das Drüsenlumen leitet.

2. Nach Abgabe von größeren Mengen des Sekretes werden in den Drüsenzellen rasch die Vorstufen desselben mobilisiert und frisches Sekret abgesondert, so daß nach etwa 20 min wieder größere Mengen vorhanden sind.

3. Die Mandibeldrüse der *Apis*-♀ ist beim Schlüpfen noch außer Funktion; sie erfährt ihre stärkste Entwicklung zur Zeit des Hochzeitsfluges. Messungen an Drüsenzellen, Deutung des histologischen Bildes der Drüse und verschiedene Versuche führen zur Annahme, daß sie beim Hochzeitsflug als Duftorgan zur Anlockung der ♂♂ wirkt.

4. Entfernung der Mandibeldrüse an lebenden *Apis*-♀♀ zeigte, daß die Tiere geraume Zeit ohne diese Drüse leben können, sogar Eier legen

und im Stock weiterhin als Königinnen anerkannt werden. Es ist daher in Frage gestellt, ob in der Mandibeldrüse die „Königin-Substanz“ erzeugt wird.

5. Die Mandibeldrüse der Apiden, sowohl der ♀ als auch der ♂, ist mit einem Verschlusmechanismus ausgestattet, so daß das Sekret nicht automatisch beim Spreizen der Mandibeln austritt, sondern nach Bedarf abgegeben werden kann. Es liegt sogar ein besonderes Feld von Chemozeptoren unter der Drüsenmündung, das die Abgabe des Sekretes zu kontrollieren vermag. Demzufolge müssen verschiedene Meinungen bezüglich der Funktion der Drüse — insbesondere bei *Apis* — revidiert werden.

6. Die Mandibeln der Honigbiene sind hochspezialisierte Werkzeuge, die mit verschiedenen Sinnesorganen ausgestattet sind: wir finden Tangorezeptoren, die besonders bei der ♀ zu Hilfsorganen angeordnet sind, und Chemorezeptoren, die den Nektar beim Saugakt geschmacklich prüfen und das Mandibeldrüsensekret beim Austreten wahrnehmen.

7. In den Mandibeln der Meliponiden und Hummeln befinden sich Ampullendrüsenzellen — Intramandibel-Drüsen — deren Ausführungskanälchen an der äußeren Wand der Kiefer münden; ihre Funktion ist noch unbekannt.

8. Untersuchungen an mehreren Familien von Apiden zeigten, daß phylogenetisch die Mandibeldrüse als erste Kopfdrüse auftritt. Bei den primitiven Arten ist sie noch klein und einfach gebaut, in einigen hochentwickelten Bienen-Arten dagegen groß und kompliziert; sie erzeugt aber in allen Familien Duftstoffe, die entweder von den ♂♂ oder von den ♀♀ zur Paarungszeit oder von den ♂♂ bei der Alarmierung verwendet werden.

Literatur

(Die mit einem * versehenen Arbeiten standen mir nicht im Original zur Verfügung.)

* APATHY, V., u. B. FARKAS: Die Entstehung des Sekretes in der Mitteldarmdrüse des Flußkrebses. Naturwiss. Museumshefte **1** (1906).

AUTRUM, H., u. H. KNEITZ: Die Giftsekretion in der Giftdrüse der Honigbiene in Abhängigkeit vom Lebensalter. Biol. Zbl. **78**, 598—602 (1959).

* BIEDERMANN, A.: Die Verdauungsdrüsen von *Tenebrio molitor*. Pflügers Arch. ges. Physiol. **72** (1898).

BRACHET, J.: Biochemical Cytology. New York 1958.

BUTENANDT, A., B. LINZEN u. M. LINDAUER: Über einen Duftstoff aus der Mandibeldrüse der Blattschneiderameise *Atta sexdens rubripilosa* FOREL. Arch. Anat. micr. Morph. exp. **48**, 13—20 (1959).

* BUTENANDT, A., u. H. REMBOLD: Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. **308**, 204 (1957).

BUTLER, C. G.: The method and importance of the recognition by a colony of honeybees (*A. mellifera*) of the presence of its queen. Trans. Roy. entomol. Soc. (Lond.) **105**, 11—29 (1954).

BUTLER, C. G.: Queen introduction. Rep. Rothamst. exp. Stat. for **1955**, 142—43.

BUTLER, C. G.: Some work at Rothamsted on the social behavior of honeybees. Proc. roy. Soc. **149**, 275—288 (1957).

- BUTLER, C. G.: Queen substance. *Bee World* **40**, 269—275 (1959).
- BUTLER, C. G.: Aspects of social organization on honeybee communities. *New Scientist* **7**, No 168 (1960).
- BUTLER, C. G. and J. SIMPSON: The source of the queen substance of the honeybee. *Proc. roy. Entomol. Soc. London* **33**, 7—8 (1958).
- CALLOW, R. K., N. C. JOHNSTON and J. SIMPSON: 10-Hydroxy- Δ^2 -decenoic acid in the honeybee. *Experientia* **15**, 421 (1959).
- CARLISLE, D. B., and C. G. BUTLER: The queen substance of honeybees and the ovary-inhibiting hormone of crustaceans. *Nature (Lond.)* **177**, 276—277 (1956).
- DEMOLL, R.: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917.
- FOREL, A.: Das Sinnesleben der Insekten. München 1910.
- FRANK, A.: Eigenartige Flugbahnen bei Hummelmännchen. *Z. vergl. Physiol.* **28**, 467—484 (1941).
- FRISCH, K. v.: Über den Geruchssinn der Bienen und seine blütenbiologische Bedeutung. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **37**, 1—225 (1919).
- FRISCH, K. v.: Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **38**, 449—514 (1921).
- FRISCH, K. v.: Über den Geschmackssinn der Bienen. *Naturwissenschaften* **15**, 321—327 (1927); **16**, 307—315 (1928).
- HAAS, A.: Neue Beobachtungen zum Problem der Flugbahnen bei Hummelmännchen. *Z. Naturforsch.* **1**, 596—600 (1946).
- HAAS, A.: Arttypische Flugbahnen von Hummelmännchen. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 281—307 (1949).
- HAAS, A.: Gesetzmäßiges Flugverhalten der Männchen von *Psithyrus silvestris* und einiger solitärer Apiden. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 671—683 (1949).
- HAAS, A.: Die Mandibeldrüse als Duftorgan bei einigen Hymenopteren. *Naturwissenschaften* **39**, 486 (1952).
- HAAS, J.: Physiologie der Zelle. Berlin 1955.
- * HAMANN, E.: Wer hat die Initiative bei den Ausflügen der Jungkönigin, die Königin oder die Arbeiterinnen? Diss. Zool. Fr. Univ. Berlin 1956.
- HAYDAK, M. H.: Changes with age in the appearance of some internal organs of the honeybee. *Bee World* **38**, 197—207 (1957).
- HESELHAUS, F.: Die Hautdrüsen der Apiden und Verwandter Formen. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **1**, 369—464 (1922).
- HIRSCH, G. C.: Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen. *Biol. Zbl.* **38**, 41—100 (1918).
- HODGSON, E. S., and K. D. ROEDER: Electrophysiological studies of Arthropod chemoreception. *J. cell. comp. Physiol.* **48**, 51 (1956).
- MCINDOO, N. E.: The olfactory sense of the honeybee. *J. exp. Zool.* **16**, 265—346 (1914).
- * MCINDOO, N. F.: The sense organs on the mouthparts of the honeybee. *Smith. misc. Coll.* **65**, No 14 (1916).
- * MCINDOO, N. F.: The senses of insects. *Smith. Rep. for 1920*, p. 461—481, 1922.
- JACOBS, W.: Das Duftorgan von *Apis mellifica* und ähnliche Hautdrüsenorgane sozialer und solitärer Bienen. *Z. Morph. u. Ökol.* **3**, 1—80 (1925).
- JACOBS, W.: Der Goltische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme. *Ergebn. Biol.* **2**, 357—415 (1927).
- JANET, C.: Organes sensitifs de la mandibule de l'abeille. *Extr. Compt. Acad. Sci.* **151**, 618 (1910).
- KARLSON, P.: Pheromones. *Ergebn. Biol.* **22**, 212—225 (1960).

- KERR, W. E., e G. R. DOS SANTOS NETO: Contribuição para o conhecimento da bionomia dos Meliponini. *Insectes Sociaux* **3**, 423—430 (1956).
- KRATKY, E.: Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene. *Z. wiss. Biol.* **139**, 120—200 (1931).
- KUNZE, G.: Einige Versuche über den Geschmackssinn der Honigbiene. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **44**, 287—314 (1928).
- KUNZE, G.: Einige Versuche über den Geschmackssinn der Honigbiene. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **52**, 465—512 (1933).
- LINDAUER, M.: Über die Verständigung bei indischen Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 521—557 (1956).
- LINDAUER, M.: Methoden gegenseitiger Verständigung im Verwandtschaftskreis unserer Honigbiene. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Graz*, S. 262—279, 1957.
- LINDAUER, M.: Zur Biologie der stachellosen Bienen: Ihre Abwehrmethoden. Bericht über d. 8. Wander. d. Entom. 1957.
- LINDAUER, M., u. W. E. KERR: Die gegenseitige Verständigung bei den stachellosen Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **41**, 405—434 (1958).
- LINDAUER, M., u. J. O. NEDEL: Ein Schweresinnesorgan der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 334—364 (1959).
- LIPP, C.: Über Kernwachstum, Endomitose und Funktionszyklen in den trichogenen Zellen von *Corixa punctata* ILLIG. *Chromosoma* **5**, 454—486 (1952).
- MEYER, G. F.: Vergleichende Untersuchungen mit der supravitalen Methylenblaufärbung am Nervensystem wirbelloser Tiere. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **74**, 339—400 (1954/55).
- MINNICH, D. E.: The contact chemoreceptors of the honey bee, *Apis mell.* *J. exp. Zool.* **61**, 375—393 (1932).
- * MORITA, H., S. DOIRA, K. TAKEDA and M. KUWABARA: Electrical response of chemoreceptor on tarsus of the butterfly, *Vanessa indica*. *Mem. Faculty Sci. Kyushu Univ., Ser. E, Biol.* **2**, 119 (1957).
- MOURE, J. S., P. NOGUEIRA NETO and W. E. KERR: Evolutionary problems among Meliponinae. *Proc. tenth Intern. Congr. of Entomol.* **2**, 481—493 (1958).
- MÜSSBICHLER, C.: Über die Bedeutung äußerer Einflüsse und der corpora allata bei der Afterseilentstehung von *Apis mellifica*. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 207—221 (1952).
- * NASSANOW: Das Golgische Binnennetz und seine Beziehungen zur Sekretion. Untersuchungen über einige Amphibiendrüsen. *Arch. mikr. Anat.* **97** (1923).
- NOGUEIRA NETO, P.: A criação das abelhas indígenas sem ferrão. S. Paulo 1953.
- ÖRÖSI PÁL, Z.: The role of the mandibular glands of the honey bee. *Bee World* **38**, 70—73 (1957).
- PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue *t*-Tafel). *Biol. Zbl.* **63**, 152—168 (1943).
- RENNER, M.: Über die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. *Naturwissenschaften* **42**, 539—540 (1955).
- RIES, E.: Grundriß der Histo-Physiologie. Leipzig 1938.
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München 1948.
- RUTTNER, F.: Die Sexualfunktion der Honigbienen im Dienste ihrer sozialen Gemeinschaft. *Z. vergl. Physiol.* **39**, 577—600 (1957).
- SCHIEMENZ, P.: Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene, nebst einem Anhang über das Riechorgan. *Z. wiss. Zool.* **38**, 71—135 (1883).
- SCHLUSCHE, M.: Ein Beitrag zur Kenntnis des Stachelapparates der Vespiden, mit besonderer Berücksichtigung seiner Drüse. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **61**, 77—98 (1936).

- SCHNEIDER, D., u. K. E. KAISLING: Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **76**, 223—250 (1957).
- SCHWARZ, H. F.: The genus *Melipona*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **63**, 231—460 (1932).
- SCHWARZ, H. F.: Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **90**, 1—546 (1948).
- SNODGRASS, R. E.: Anatomy of the honeybee. New York 1956.
- STÜRCROW, B.: Über den Geschmackssinn und den Tastsinn von *Leptinotarsa decemlineata*. Z. vergl. Physiol. **42**, 255—302 (1955).
- TANNER, E.: Kerngröße und Zellfunktion. Inaug.-Diss. der Med. Fak. Bern 1939.
- VERHELJEN-VOOGD, C.: How worker bees perceive the presence of their queen. Z. vergl. Physiol. **41**, 527—580 (1959).
- VOGEL, R.: Zur Kenntnis der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. Zool. Anz. **53**, 21—29 (1921).
- WIGGLESWORTH, V. B.: The principles of insect physiology. London 1950.
- WILL, F.: Das Geschmacksorgan der Insekten. Z. wiss. Zool. **42**, 674—707 (1885).
- ZANDER, E.: Der Bau der Biene. Stuttgart 1951.

Dr. J. OSCAR NEDEL,
Faculddade de Filosofia C. e L. - São Leopoldo - R. G. Sul - (Brasilien)

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg

Lebenslauf

Als Sohn eines Baumeisters bin ich am 10. 2. 1921 in Rio Grande do Sul (Brasilien) geboren. Meine Vorfahren sind im Jahre 1828 aus Deutschland ausgewandert und haben in Brasilien eine neue Heimat gefunden.

Im Colégio Santo Inácio (R. G. Sul) machte ich das Abitur und trat in den Jesuitenorden ein (1940). Nach zweijährigem Noviziat studierte ich Homiletik und anschließend Philosophie. Als Lehrer in einem Kolleg von Porto Alegre (Hauptstadt von R. G. Sul) hörte ich noch Geographie und Geschichte an der dortigen Universität. Nach abgeschlossenen theologischen Studien bekam ich die Priesterweihe (1952) und das Angebot, Biologie in Deutschland zu studieren.

Um mich in der deutschen Sprache etwas zu üben, verbrachte ich ein Jahr in Münster (Westfalen) und kam dann nach München. Im Wintersemester 1954/55 immatrikulierte ich mich in der Ludwig-Maximilian-Universität. Als Hauptfach wählte ich Zoologie, als Nebenfächer Botanik und Physiologie des Menschen. Unter der Leitung von Herrn Dr. MARTIN LINDAUER machte ich meine Doktorarbeit und werde nach Abschluß der Studien wieder nach Brasilien zurückkehren, um dort eine Lehrstelle für Biologie in einer philosophischen Fakultät zu übernehmen.

